Untersuchungen über die Vorkeimentwicklung einiger einheimischer Farne

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Universität Marburg

vorgelegt von

Erich Gerhardt

aus Kassel

Marburg 1927

von Münchow'sche Universitäts-Druckerei Otto Kindt in Gießen

Als Dissertation angenommen am 20. Juli 1926
Referent: Prof. Dr. P. Clausen
Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juli 1926

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsverzeichnis.

A. Allgemeines über Sporenkeimung.

B. Entwicklung des Prothalliums von:

1. Osmunda regalis L. und Beobachtungen über die Kernteilungsperiodizität.
2. Polypodium vulgare L.
3. Athyrium filix femina Roth.
4. Aspidium euspinulosum Swartz.
5. Pteridium aquilinum Kuhn.
6. Phegopteris polypodioides Fée.
7. Notholaena marantae R. Brown.

A. Allgemeines über Sporenkeimung.

An den Anfang der Arbeit möchte ich eine kurze tabellarische Übersicht über die Keimzeit der einzelnen Sporen stellen. Bei demjenigen Sporenmaterial, das von Döpp eingesammelt und auch zur Aussaat gebracht wurde, sind hier in einer besonderen Spalte noch einmal die von ihm festgestellten Keimzeiten aufgeführt, um sie den bei meinen Untersuchungen gewonnenen Resultaten gegenüberzustellen. Daraus geht hervor, daß die Keimzeit mit zunehmendem Alter der Sporen im allgemeinen auch zunimmt; doch ersieht man aus den Werten für Pteridium aquilinum, daß auch der umgekehrte Fall möglich ist. Hier keimten Sporen kurz nach der Ernte nach sieben Tagen, während dasselbe Material etwa ein Jahr später eine Keimzeit von nur fünf Tagen aufwies. Für alle in der Tabelle aufgeführten Arten kam die Nährlösung von A. Meyer in Anwendung. Die Kulturen standen am Nordfenster des Arbeitszimmers bei einer durchschnittlichen Temperatur von 18 Grad.

	Zeit des Einsammelns	Tag der Aussaat	Tag der Keimung	Keimzeit	Keimzeit bei Döpp[1]
Notol. Marant.	19. 9. 24	27. 8. 25	14. 9. 25	18 Tg.	14 Tg.
Woodsia ilv.	16. 9. 24	19. 5. 25	2. 6. 25	14 „	14 „
Athyr. fil. fem.	2. 8. 24	21. 5. 25	30. 5. 25	9 „	6 „
Scolop. vulgar.	25. 7. 24	3. 6. 25	13. 6. 25	10 „	7 „
Pterid. aquil.	25. 7. 24	3. 6. 25	8. 6. 25	5 „	7 „
Polypod. vulg.	9. 8. 25	12. 8. 25	19. 8. 25	7 „	6 „
Aspid. eu-spin.	13. 7. 24	24. 5. 25	30. 5. 25	6 „	6 „
Osmunda reg.	17. 7. 25	4. 7. 25	5. 7. 25	1 „	6 „
Phegopteris polyp. . . .	4. 8. 25	12. 8. 25	18. 8. 25	6 „	6 „

Bei Osmunda regalis wurde die Verlängerung der Keimzeit mit zunehmendem Sporenalter genauer verfolgt; die gefundenen Werte waren:

[1]) Pflanzenforschung, herausgegeb. v. R. Kolkwitz, Fischer Jena 1927.

3 Tage alte Sporen keimten nach 1 Tag,
12 Tage alte Sporen keimten nach 1 Tag,
34 Tage alte Sporen keimten nach 4 Tagen,
130 Tage alte Sporen keimten nach 7 Tagen,
150 Tage alte Sporen keimten nach 20 Tagen,
225 Tage alte Sporen keimten nicht mehr.

B. Entwicklung des Prothalliums.

1. Von Osmunda regalis. L.

Jede Einzelbesprechung soll durch eine Tabelle eingeleitet werden, aus der man Tag und Stunde entnehmen kann, zu denen die Zeichnungen der betreffenden Art mit dem Zeichenapparat aufgenommen wurden.

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel I.	Fig. 1	8. 7.	6 Uhr abends	3
„	„ 2	9. 7.	11 „ morgens	4
„	„ 3	11. 7.	7 „ „	6
„	„ 4	13. 7.	7 „ „	6
„	„ 5	15. 7.	10 „ „	10
„	„ 6	16. 7.	10.20 „ „	11
„	„ 7	18. 7.	9.40 „ „	13
„	„ 8	20. 7.	9.30 „ „	15
„	„ 9	22. 7.	11 „ „	17
„	„ 10	24. 7.	11.50 „ „	19
„	„ 11	26. 7.	4 „ nachm.	21
„	„ 12	28. 7.	7.50 „ abends	23
„	„ 13	30. 7.	12 „ morgens	25
„	„ 14	1. 8.	10 „ „	27
„	„ 15	3. 8.	5 „ nachm.	29
„	„ 16	5. 8.	9 „ morgens	31
„	„ 17	12. 8.	5 „ nachm.	38
„	„ 18	14. 8.	5 „ „	40
„	„ 19	29. 8.	2h-9h mittags	54
Tafel II	„ 1	7. 8.	11 „ „	33
„	„ 2	8. 8.	7 „ abends	34
„	„ 3	10. 8.	10 „ morgens	36
„	„ 4	20. 8.	8h-1h „	46
„	„ 5[1])	25. 8.	3h-8h mittags	51

Über den Vorkeim von Osmunda regalis liegen eine Reihe von Untersuchungen vor, unter denen die älteste Bearbeitung von L. Kny ganz besonders hervorragt. Den Angaben, die

[1]) Siehe Photographie Nr. 1.

Kny gemacht hat, ist im allgemeinen nichts hinzuzufügen, nur einen Punkt hat Kny wenig beachtet, nämlich die Frage der Segmentierung. Da Kny mit Wasser- und Erdkulturen arbeitete, war es ihm nicht möglich, ein und dasselbe Exemplar dauernd zu beobachten. Diese Lücke in der Entwicklungsgeschichte des Osmunda-Vorkeimes auszufüllen, war die Veranlassung zu einer nochmaligen Untersuchung des Objektes.

Keimung.

Das zur Aussaat gebrachte Sporenmaterial stammte aus dem botanischen Garten der hiesigen Universität. Die reifen Sporen, die kugeltetraedrisch sind, unterscheiden sich auf den ersten Blick von denjenigen anderer homosporer Farne durch ihre schöne grüne Farbe, die sie dem reichen Gehalt an Chlorophyllkörnern verdanken. Die Membranen der Osmundasporen sind wasserhell durchscheinend. Die äußerste, das Exospor, läßt neben kleinen welligen Hervorragungen drei an einem Punkt sich treffende Leisten erkennen. Schon fünfzehn Stunden nach der Aussaat war eine Veränderung an den Sporen wahrzunehmen. Ihre ursprünglich längliche Gestalt war durch Vermehrung des Sporeninhaltes in eine kugelrunde übergegangen. Die auffällig dünnen Sporenmembranen legten die Vermutung nahe, daß dieselben nicht lange dem wachsenden Turgor der Sporenzelle Widerstand leisten würden. In der Tat war nach kaum 24 Stunden, von der Aussaat an gerechnet, bei der überwiegenden Mehrzahl der Sporen bereits ein Zerreißen des Exospors festzustellen, und zwar entstanden die Riß-Stellen an den vorhin erwähnten drei Leisten. Die Keimzeit ist also ganz außergewöhnlich niedrig, entsprechend kurz ist aber auch die Keimdauer, die Zeit, während der die Sporen keimfähig bleiben.

Die ersten Teilungsschritte.

Die Figur 1 der Tafel I gibt das jüngste mit dem Zeichenapparat aufgenommene Stadium wieder. Der Vorkeim ist drei Tage alt, es haben bereits zwei Teilungen stattgefunden. Die erste führte zur Abschneidung des ersten Wurzelhaares aus der Sporenzelle. Das erste Wurzelhaar wächst bei Osmunda regalis immer vom Licht weg. Kny benutzte daher keimende Osmundasporen als charakteristisches Demonstrationsobjekt für negativen Phototropismus. Während das Rhizoid seinen geringen Chlorophyllgehalt beibehält, geht in der Sporenzelle eine immer stärkere Anreicherung an Chloro-

plasten vor sich. Diese Zelle, die Kny als Mutterzelle des Prothalliums bezeichnet, streckt sich nun nach dem Licht zu, die gesprengte Außenhaut vor sich herschiebend. In ihr tritt bald nach Abschneidung des ersten Wurzelhaares eine Wand y-y, parallel zur ersten Wand auf, es wird so eine vordere und hintere Tochterzelle gebildet. Die genannte Wand ist in Figur 1 der Tafel I punktiert gezeichnet. Verliefe die Entwicklung wie beim Polypodiaceen-Vorkeim, so sollte man erwarten, daß die vordere Tochterzelle, die den größeren Chlorophyllgehalt hat, nach Streckung in Richtung der Längsachse, eine abermalige Teilung durch eine Wand parallel zu der Wand y-y erfahren würde. Dies ist nun bei Osmunda nicht der Fall. Wie Figur 2 Tafel I zeigt, setzt sich auf die Wand y-y eine senkrechte Wand x-x auf, die auch punktiert gezeichnet ist. Hier wird also kein Fadenstadium durchlaufen, sondern der junge Vorkeim geht gleich zur Anlegung einer Fläche über. Auch die hintere Tochterzelle wird durch eine Wand senkrecht zu Wand y-y in eine linke und rechte Zelle zerlegt. Die beiden vertikalen Wände treten kurz nacheinander auf, die vordere Tochterzelle eilt der hinteren um ein Weniges voraus, was an anderen Vorkeimen oft beobachtet werden konnte. Wir haben also bereits am vierten Tage nach der Keimung ein flächenförmiges Gebilde von vier Zellen, die nach Art von Kreisquadranten angeordnet sind.

Scheitelzelle.

Wir verfolgen nun zunächst das Schicksal des vorderen rechten Kreisquadranten, der in Figur 2 Tafel I mit „o" bezeichnet ist. In ihm tritt eine Wand a-a (Figur 3 Tafel I) parallel zu y-y auf, die senkrecht auf Wand x-x steht. Damit wird der vordere Kreisquadrant in zwei Zellen zerlegt, von denen die vordere sich gegenüber der hinteren durch reicheren Gehalt an Chloroplasten auszeichnet. Sie muß auf Grund weiterer Beobachtungen als die Scheitelzelle des Vorkeimes bezeichnet werden, denn in ihr tritt an den folgenden Tagen eine zweischneidige Scheitelzelle auf. Auf Wand a-a hat sich eine senkrechte Wand b-b aufgesetzt (Figur 5 Tafel I), auf diese wiederum eine Senkrechte c-c (Figur 6 Tafel I). In Figur 6 hat die Scheitelzelle noch die Form eines rechten Winkels, weitere Beobachtungen zeigen (Figuren 7 bis 9), daß der Winkel immer spitzer wird. Während nun die Tätigkeit der zweischneidigen Scheitelzelle noch eine Zeit lang vor sich geht, erfährt der Vorkeim

allmählich eine Umgestaltung, durch die die Scheitelzelle, die ursprünglich seitlich angeordnet war, immer mehr in die Mediane gelangt (vgl. Figur 9). Die Wand y-y, die (Figuren 1 bis 6) ursprünglich horizontal lag, ist in Figur 9 um etwa 40 Grad gegen die Horizontale geneigt.

Aufteilung der Scheitelzelle.

Die Funktion der zweischneidigen Scheitelzelle ist nicht unbegrenzt, wie man in Figur 10 sieht. In dem hier wiedergegebenen Fall stellt sie ihre Tätigkeit nach Bildung von sechs Segmenten ein, von denen drei nach links, drei nach rechts abgeschnitten wurden. Die Zahl der gebildeten Segmente schwankt, soweit meine Beobachtungen reichen, zwischen vier und zehn. Die Scheitelzelle wird nun durch eine perikline Wand (Figur 10) in eine Rand- und eine Flächenzelle zerlegt. Die Flächenzelle, sie ist in Figur 10 durch x markiert, erfährt nur eine ganz geringe Anzahl von Teilungen. Der aus ihr hervorgehende Gewebeteil besteht beim vierundfünfzig Tage alten Prothallium (Figur 19) aus im ganzen nur vier Zellen. Ganz anders verhält sich die Randzelle, sie liegt in Figur 10 zwischen den Punkten f-g-h-h. Durch wiederholte lebhafte Teilungen hat sie fast drei Viertel des linken Flügels des Vorkeimes gebildet, den wir im Endstadium Figur 19 zwischen den Punkten f-g-h-h wiederfinden. Dieser ganze Zellkomplex, der nach der Basis hin schmal ist und sich nach der Peripherie zu fächerförmig erweitert, verdankt seine Entstehung einem im allgemeinen regelmäßigen Teilungsmodus, bei dem perikline und antikline Wände aufeinander folgen. Die zuletzt gebildete Scheitelzelle war durch eine Perikline in Flächen- und Randzelle zerlegt worden. Auf diese Perikline h-h (Figur 10) setzte sich nun eine Antikline auf (i-i in Figur 11), dadurch zerfiel die ursprüngliche Randzelle in zwei gleichwertige nebeneinander liegende Zellen f-h-i-i, links gelegen, g-h-i-i rechts (Figur 11). Diese Zellen behalten eine zeitlang die Fähigkeit bei, sich durch Teilung zu vermehren, und zwar sieht man, daß (Figuren 11 bis 19 der Tafel I und Figuren 1 bis 4 der Tafel II) die der Symmetrieachse des Prothalliums am nächsten gelegene Zelle ihre Teilungsfähigkeit am längsten bewahrt, während die nach links abgedrängten Segmente schon früher in Dauergewebe übergehen. Auf diese Weise entstehen am Rande immer wieder teilungsfähige Zellen, wir haben hier eine typische Scheitelkante.

Modifikationen bei der Aufteilung von Scheitelzellen und ihren Segmenten.

Es war vorhin gesagt worden, daß die Vermehrung der letzten Scheitelzelle f-g-h-h (Figur 10) nicht genau nach dem Modus Perikline—Antikline in rhythmischer Aufeinanderfolge vor sich geht, es kann auf eine Antikline wieder eine Antikline folgen, ein Fall, der ebenso häufig auch für das Auftreten der periklinen Wände beobachtet wurde. Was eben über die Aufteilung der Scheitelzelle gesagt wurde, gilt ganz ebenso auch für die einzelnen Segmente. Zur Verdeutlichung dieser vorkommenden Fälle soll noch ein Segment besonders herausgegriffen werden, um es genauer zu analysieren, und zwar jenes Segment, das aus der Zelle g-h-i-i der Figur 11 entsteht. Hier ist die Zelle bereits durch eine Perikline k-k in zwei Zellen zerlegt. Diese Wand k-k finden wir in Figur 13 leicht wieder auf, und sehen, daß ihr bereits eine Antikline gefolgt ist (e-e, — — — markiert). Die durch e-e nach links abgeschnittene Zelle wird (Figur 14) wieder durch eine perikline Wand zerlegt, in der nach rechts abgeschnittenen Zelle aber ist abermals eine antikline Wand aufgetreten. Die Aufeinanderfolge der Wände ist durch verschiedene Punktierung und Strichelung hervorgehoben; perikline und antikline Wände, die unmittelbar aufeinander folgen, haben die gleiche Bezeichnung bekommen. Jeder Tafel ist eine Übersicht der Linienausführung beigegeben, und zwar in chronologischer Reihenfolge. An Hand dieser Übersicht kann man leicht den Zellkomplex g-h-i-i in seinem endgültigen Stadium in der Figur 19 analysieren. Man sieht, daß im allgemeinen der Modus Perikline — Antikline gewahrt wird. In einigen Fällen treten aber auch hintereinander einmal zwei ziemlich gleich gerichtete Wände auf.

Etwa drei Viertel der Zellfläche des linken Flügels verdanken ihre Entstehung der letzten Scheitelzelle (Figuren 10 bis 19 der Tafel I und Figur 1 bis 5 Tafel II). Die Mitte des Prothalliums und der rechte Flügel entstehen aus Segment VI, dem letzten von der Scheitelzelle gebildeten Segment (Figur 11). Hier traten zuerst drei perikline Wände auf. Der letzten von ihnen folgte eine Antikline. Der weitere Entwicklungsgang von Segment VI braucht im einzelnen nicht durch Text erläutert zu werden. Man ersieht aus den Zeichnungen der Tafeln I und II, daß die Aufteilung dieses Segmentes nach den gleichen Gesetzen vor sich geht, wie sie für die Scheitelzelle maßgebend waren. Auch die

übrigen von der Scheitelzelle gebildeten Segmente I bis V verhalten sich ähnlich. Die erste in ihnen auftretende Wand ist stets parallel der Außenwand gerichtet, was auch von Kny schon festgestellt wurde. Die lebhaften Teilungen der Segmente II, III, IV und V bewirken, daß die Scheitelkante allmählich in eine Einbuchtung zu liegen kommt (Figur 11 u. ff.), die mit zunehmendem Alter der Prothallien bei guten Beleuchtungsbedingungen immer tiefer wird.

Die drei übrigen Quadrantenzellen.

Bei der bisherigen Schilderung war ich ausgegangen von dem in Figur 2 mit „o" bezeichneten vorderen rechten Kreisquadranten. Es bleibt nun noch die Entwicklung der drei übrigen Zellen zu verfolgen (Figur 2). Sie haben sich ganz anders als die Scheitelzelle verhalten. Die vordere linke von ihnen wurde zunächst durch eine Wand senkrecht zur Richtung der Längsachse in eine vordere und hintere Zelle zerlegt. In Figur 4 der Tafel I ist es die Wand m-m, die senkrecht auf x-x steht. Das Verhalten der beiden neu gebildeten Zellen ist nun ganz verschieden. In dem auf Tafel I und II wiedergegebenen Fall wird die oberhalb der Wand m-m- liegende Zelle nochmals durch eine zu m-m parallele Wand in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt (Figur 5 und 6), von denen die oberste Zelle eine abermalige und damit letzte Teilung im gleichen Sinne erfährt. Es liegen also, von der Wand m-m- aus gerechnet, nach vorn drei Zellen übereinander, die keine weiteren Teilungen mehr erfahren, wie Figur 19 auf Tafel I zeigt. Die unterhalb der Wand m-m liegende Zelle ist im Gegensatz zu ihrer Schwesterzelle (Figur 4) durch eine Wand parallel zur Längsachse in zwei nebeneinander liegende Zellen zerlegt worden. Damit hat sie die einzige Veränderung erfahren, die sie im Laufe des gesamten Entwicklungsganges durchmacht. (vgl. Figur 4 und Figur 19 auf Tafel I). Je weiter wir uns also in einem Vorkeim vom Scheitel entfernen, desto früher gehen die Zellen in Dauergewebe über. Das sieht man ganz besonders schön noch an den beiden letzten Kreisquadranten „n" und „o" (Figur 3 Tafel I). In ihnen tritt je eine Wand senkrecht zu y-y auf. Weitere Teilungen finden nicht mehr statt (Figur 5, Figur 19 Tafel I). Die hier beschriebene Art der Aufteilung der drei Quadrantenzellen des jungen Vorkeimes ist nicht überall dieselbe.

Andere Modifikationen bei der Aufteilung der Quadrantenzellen.

Es folgen jetzt einige Angaben über andere Modifikationen der Aufteilung. In Figur 3 der Tafel I sieht man, daß die vordere linke Quadrantenzelle durch eine zur Längsachse senkrechte Wand aufgeteilt wurde. In dem Fall, den die Figuren 58 und 59 auf Tafel VI wiedergeben, liegt die Scheitelzelle im vorderen linken Quadranten, was ebenso häufig vorkommt wie der zuerst geschilderte Fall. Der rechte vordere Quadrant wurde hier durch eine zur Längsachse parallele Wand in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt, die Wand ist — — — markiert. Die beiden neu entstandenen Zellen erfuhren dann Teilungen durch Wände senkrecht zur zuletzt entstandenen Wand. Während in Figur 5 Tafel I die beiden hinteren Quadrantenzellen wenigstens noch einmal zerlegt werden, verharrt die rechte hintere (Figuren 21 bis 23 Tafel VI) in ungeteiltem Zustand. Ich habe dieses Prothallium sehr lange verfolgt, es trat keine Veränderung mehr ein. Der Vorkeim entwickelte sich sonst ganz normal. Ich habe auch den Fall beobachtet, daß die beiden hinteren Quadrantenzellen ungeteilt blieben.

Aufteilung durch Bogenwände.

War in den bisher geschilderten Fällen die Aufteilung der Zellen des jungen Vorkeimes in der Weise erfolgt, daß Wände parallel und senkrecht zur Längsachse auftraten, so habe ich auch häufiger den Fall beobachten können, daß Bogenwände eine Zelle teilten. Auf Tafel VI Figuren 83 bis 85 ist ein Entwicklungsgang geschildert, bei dem eine solche Wand auftrat. In Figur 83 sieht man, daß die vordere linke Quadrantenzelle durch eine Wand a-a zerlegt wurde. In der hinteren dieser beiden neu entstandenen Zellen (Figur 83) tritt nun eine Wand auf, die von der Mitte der Wand a-a (Figur 84) bogenförmig, mit konkaver Krümmung nach außen, nach der peripher gelegenen Wand verläuft (Wand a,-a, in Figur 85). Von den beiden neu entstandenen Zellen wird nun die nach der Symmetrieachse gelegene durch eine zu a-a ungefähr parallele Wand aufgeteilt, in der Nachbarzelle tritt abermals eine Bogenwand auf, deren Verlauf dem der ersten Bogenwand entspricht (Figuren 84 und 85 Tafel VI).

Das Auftreten einer solchen Bogenwand, die aus der ursprünglichen Zelle eine dreiseitige Zelle herausschneidet, wird in der Literatur öfter erwähnt. In der Lampaschen

Arbeit findet sich auf Tafel I, Figur 4 ein junger Vorkeim von Gymnogramme japonica, bei dem in der letzten Gliederzelle eine solche Wand gezeichnet ist (b). Goebels Arbeit über Gymnogramme leptophylla bringt auf Tafel XII in Figur 4 ein ähnliches Bild. Schließlich sei noch auf die Wandtafel von Dodel-Port hingewiesen, aus der man ersieht, daß der Verfasser auch bei den Vorkeimen von Aspidium filix mas und Scolopendrium vulgare gleiche Beobachtungen gemacht hat.

In einer Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Farnprothallien teilt E. Lampa mit, daß eine der Quadrantenzellen in einen Faden auswachsen kann. Ich habe diese Beobachtungen nie gemacht, auch Kny erwähnt nichts davon.

Bildung der Scheitelkante.

So wie die jungen Vorkeime verschiedene Wege einschlagen, um die Zellen zu vermehren, so verhalten sich auch die größeren Prothallien. Wenn man eine Reihe von Prothallien längere Zeit hindurch mit dem Zeichenapparat aufgenommen hat, so sieht man, daß z. B. die Art der Aufteilung der Scheitelzelle ganz verschieden sein kann. In den Figuren 31 bis 43 auf Tafel VI ist die Entwicklungsgeschichte eines Prothalliums wiedergegeben, bei dem die Aufteilung der Scheitelkante von dem in Figuren 1 bis 19, Tafel I und 1 bis 5, Tafel II geschilderten Fall abweicht. Die Scheitelzelle ging hervor aus der vorderen rechten Quadrantenzelle (Figur 34 u. ff). Sie lieferte im ganzen sechs Segmente. Die Aufteilung der letzten Scheitelzelle bewirkte eine Perikline (Figur 39). Die neuentstandene Randzelle wurde durch drei kurz nacheinander auftretende antikline Wände in vier nebeneinander liegende, gleichwertige Zellen zerlegt (Figuren 40 bis 41). Nach zwei Tagen (Figur 42, Tafel VI) war abermals eine Wand parallel den drei ersten Wänden aufgetreten, so daß die letzte Scheitelzelle nunmehr aus fünf nebeneinanderliegenden Zellen bestand. Nach diesen Teilungen traten dann eine Reihe von Querteilungen auf.

In den Figuren 44 bis 53 Tafel VI ist ein Entwicklungsgang wiedergegeben, der gleichfalls in der Aufteilung der letzten Scheitelzelle eine Abänderung erfuhr. Nachdem die Scheitelzelle vier Segmente gebildet hatte, trat in ihr zunächst eine perikline Wand auf. Dann folgten nacheinander drei Antikline (Figuren 53 und 54, Tafel VI), genau

wie im vorhergehenden Fall. Es entstanden vier nebeneinander liegende Zellen, von denen ich eine als Zelle „b" bezeichnet habe (Figur 54, Tafel VI). Aus dieser Zelle „b" wird durch eine Bogenwand eine Zelle „b_1" (Figur 55) herausgeschnitten, die die Gestalt einer zweischneidigen Scheitelzelle hat. Die folgenden Figuren zeigen, daß diese Zelle bald aufgeteilt wird, und zwar zunächst durch eine Perikline (Figur 56) und dann durch eine Antikline (Figur 57).

Die Neigung zur Bildung von sogenannten Adventiv-Prothallien, wie sie für Athyrium filix femina geradezu charakteristisch ist, war bei Osmunda nicht so stark ausgeprägt. In mehreren Fällen konnte ich Ansätze zu einem solchen abnormen Entwicklungsgang beobachten, aber immer blieb es nur bei den allerersten Anfängen. Ein solcher Fall ist wiedergegeben in den Figuren 61 bis 66 auf Tafel VI. In den beiden vorderen Quadrantenzellen ist je eine zweischneidige Scheitelzelle angelegt worden (Figur 61). Die linke Scheitelzelle teilt vier Segmente ab (Figur 63). Dann tritt Aufteilung durch eine Perikline in eine Rand- und eine Flächenzelle ein (Figur 64). Es sei noch darauf hingewiesen, daß das dritte und vierte Segment auf der gleichen Seite liegen (Figur 63). Aus der Scheitelzelle des vorderen rechten Quadranten gehen im ganzen sieben Segmente hervor (Figur 66). In Figur 64 ist der Grad der Teilungen der beiden Scheitelzellen noch gleich lebhaft, aber schon in dem zwei Tage später aufgenommenen Stadium sieht man, wie die rechte der linken vorauseilt, wie ihre lebhafte Teilungstätigkeit die linke Scheitelzelle immer mehr zurückdrängt. Diese ist inzwischen schon in Dauergewebe übergegangen (Figur 66).

Bahnen der Randpunkte.

Um einen genaueren Einblick in die Wachstumsverhältnisse innerhalb der Segmente zu bekommen, bestimmte ich diejenigen Bahnen, die gewisse Punkte eines Prothalliums im Laufe eines Entwicklungsganges beschreiben. Reinhardt hat ein Gleiches für die Pilzhyphen ausgeführt (Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhyphen, Jahrb. f. wiss. Bot. 23, S. 479 bis 566), und auch die Döppsche Arbeit enthält Untersuchungen über diese Frage bei den Polypodiaceen. In Figur 13, Tafel VI finden wir in verkleinertem Maßstab die Umrisse des Prothalliums Figur 19, Tafel I, wieder. Die eingetragenen dicken Linien stellen die Bahnen derjenigen Punkte am Prothallium dar, die durch das Auf-

treffen einer Segmentwand auf die Peripherie des Prothalliums zustande kommen, und zwar habe ich die durch die Tätigkeit der Scheitelzelle entstandenen Segmentwände genommen. Die Konstruktion der einzelnen Kurven wurde folgendermaßen ausgeführt: In derjenigen Zeichnung, die das älteste Stadium des Entwicklungsganges darstellt (Figur 19, Tafel I), versah ich die Punkte, deren Wege ich beschreiben wollte, mit einer Zahl. In gleicher Weise wurden die entsprechenden Punkte der jüngeren Stadien numeriert. Dann legte ich die einzelnen Zeichnungen so aufeinander, daß das älteste Stadium unten, das jüngste oben, die dazwischen liegenden in chronologischer Reihenfolge angeordnet waren. Dabei achtete ich immer darauf, daß die Basalzellen in den verschiedenen Zeichnungen gut zur Dekkung gebracht wurden. Nun spannte ich über diese Anordnung einen Bogen Pauspapier aus und trug die einzelnen Punkte ein. Die Verbindungslinien der entsprechenden Punkte ergaben die Kurven der Figur 13, Tafel VI. Deutlich ersieht man aus diesen Linien, daß die Randpunkte sich zunächst nach vorne bewegen. Dann findet unter dem Einfluß des Breitenwachstums eine seitliche Abdrängung statt, die schließlich in eine Bewegung nach rückwärts übergeht. Die Punkte der Linien I, II, III, IV bewegen sich vornehmlich nach vorne und seitlich, zu einer Rückwärtsbewegung kam es nicht mehr, da der Zellkomplex, dem sie angehörten, sehr früh in Dauergewebe überging. Dagegen hätte die Linie VIII sich wohl noch nach rückwärts gekrümmt, wenn ich das Prothallium noch weiter verfolgt hätte. Die einzelnen Kurven weisen kleine Unregelmäßigkeiten auf, besonders Kurve V. Diese sind durch Ungenauigkeiten bei der Herstellung und beim Anordnen der einzelnen Zeichnungen bewirkt worden.

Mehrschichtigkeit.

Über das Mehrschichtigwerden des Prothalliums sagt Kny: „Schon zur Zeit, wo der Vorkeim erst aus acht bis zwölf Zellen bestand, treten Teilungswände parallel zur Ober- und Unterseite auf, zunächst in der dem Wurzelhaar benachbarten Zelle und von da an in weiterer Folge gegen den Scheitel hin". Die hier von mir gemachten Beobachtungen deckten sich ganz mit denen von Kny. Ich behandelte sechs bis acht Tage alte Vorkeime mit Eau de Javelle und Chloralhydrat und konnte feststellen, daß Mehrschichtigkeit vorlag. Bezüglich des Zustandekommens der Mehrschich-

tigkeit verweise ich auf die Kny'sche Arbeit. Als Vorlage für Figur 82 auf Tafel VI stand mir ein Längsschnitt eines Osmunda-Vorkeimes zur Verfügung, der vom Scheitel bis zur Basalzelle gut erhalten war, und daher mit dem Zeichenapparat aufgenommen werden konnte. Das Prothallium war 105 Tage alt. Im vorderen Teil ist versucht worden, eine Analyse durchzuführen. Die dick ausgezogenen Linien, die senkrecht zur Fläche des Thallus stehen, und von der Oberseite nach der Unterseite verlaufen, sind Hauptsegmentwände. Greift man z. B. das von Segment „Alpha" links gelegene, übernächste, Segment heraus, in Figur 82, Tafel VI, so sieht man, daß eine Wand parallel zur Fläche des Prothalliums angelegt wurde, die beiden neu entstandenen, übereinander liegenden Zellen erfuhren dann Teilungen parallel und senkrecht zur — — — Wand. Im hinteren Teil des Schnittes sieht man außerdem noch, wie zwischen die alten Rhizoiden nachträglich noch junge eingeschaltet werden können. Da der in Figur 82 Tafel VI dargestellte Längsschnitt nicht ganz median lag, habe ich in Figur 30, Tafel VI, noch ein Bild eines medianen Längsschnittes gebracht.

Antheridien.

Alle Prothallien waren, ohne Rücksicht auf die Dichte der Kultur, zwittrig. Antheridien traten etwa fünfundvierzig bis achtundvierzig Tage nach der Aussaat auf (Figur 4 Tafel II). Sie saßen bei älteren Prothallien als kleine kugelige Knöpfchen am Rande der hinteren Fläche, oft sehr zahlreich, ebenso auf Ober- und Unterseite. Das Studium der Antheridien wird durch ihre exponierte Lage am Rande des Prothalliums sehr erleichtert. Schreitet ein Prothallium zur Ausbildung von Antheridien, so wölbt sich eine Flächen- oder Randzelle über ihre Nachbarin vor. Ihr Kern tritt in Teilung ein und es spannt sich zwischen beiden Tochterkernen eine Wand aus, die parallel zur Außenwand verläuft, Wand a-a in Figur 67, Tafel VI. Dadurch entsteht eine innere und eine äußere Zelle, letztere ergibt später das Antheridium, wir können sie als Antheridiummutterzelle bezeichnen. In ihr sieht man eine Wand auftreten, die von der Peripherie nach der zuletzt entstandenen Wand verläuft, und in Figur 67, Tafel VI mit b-b bezeichnet ist. Die Antheridiummutterzelle ist dadurch zerlegt in zwei ungleich große Zellen, von denen die größere eine Teilung erfährt, in der Weise, daß auf b-b sich eine Wand c-c aufsetzt, die

in entgegengesetzter Richtung zu Wand a-a geneigt ist und auch nach der Außenwand des Antheridiums verläuft. Wir haben jetzt im ganzen drei Zellen, zwei kleinere nach der Basis zu gelegen, sie gehören zur Antheridiumwandung, und eine größere kuppelförmige Zelle, nach außen gelegen. In ihr ist nach einiger Zeit eine Wand wahrzunehmen (Figur 68 Tafel VI, d-d), die in jungem Zustand etwa senkrecht zur Längsachse des Antheridiums steht und sich auf allen Seiten den beiden Wänden b-b und c-c aufsetzt. Später nimmt sie immer mehr eine nach außen konvexe Krümmung an (Figur 68, Tafel VI d-d). Durch diese Wand wird nach innen die Zentralzelle, nach außen die Deckelzelle abgeteilt. Die Zentralzelle zerfällt durch eine Reihe aufeinanderfolgender Teilungen in die Spermatozoidenmutterzellen. Auch die Deckelzelle wird noch mehrmals geteilt, und zwar im Fall der Figur 69, Tafel VI, treten noch drei Wände auf, die über den Scheitel des Antheridiums hinweglaufen. Man sieht, daß die Art der Antheridiumbildung bei Osmunda ganz erheblich abweicht von der Antheridiumentstehung der Polypodiaceen. Die ringförmigen Zellen der Polypodiaceenantheridien treffen wir bei Osmunda nicht an.

Archegonien.

Die ersten Archegonien beobachtete ich an dreiundfünfzig Tage alten Vorkeimen. Sie saßen auf der Unterseite des Prothalliums dicht hinter der Scheitelbucht. An älteren Prothallien sitzen die Archegonien vornehmlich zu beiden Seiten der Mittelrippe, in zwei parallelen Reihen angeordnet. Die jüngsten Archegonien fanden sich meistens in der Nähe der Scheitelbucht. Doch konnte ich häufig auch junge weibliche Sexualorgane zwischen bereits abgestorbenen erkennen. Über den Bau der Archegonien ist nichts besonderes zu sagen, Kny hat ihn genau studiert, er ist dabei zu dem Ergebnis gekommen, daß die Archegonienentwicklung von Osmunda in nichts von derjenigen der Polypodiaceen abweicht.

Über die Form der Prothallien ist zu bemerken, daß selbst achtzig bis neunzig Tage alte Vorkeime noch gut flach ausgebreitet waren und dem Substrat anlagen. Erst zu Beginn des Winters änderte sich ihre Gestalt. Die Scheitelbucht wurde immer flacher, der Vorkeim wuchs allmählich zu einem lang gestreckten, zungenförmigen Gebilde aus. Dieser Fortsatz trug bis zum Rand hin reichlich Archegonien. Er war mehrschichtig wie das eigentliche Prothallium.

Es sei noch hervorgehoben, daß die Osmunda-Vorkeime auf dem Nährboden von A. Meyer ganz besonders gut zu ziehen waren. Diese Kulturen gehörten zu den besten aller untersuchten Arten.

Ich habe das Prothallium, das in den Figuren 1 bis 19, Tafel I und 1 bis 5, Tafel II zeichnerisch wiedergegeben ist, unmittelbar nachdem ich es zum letzten Mal aufgenommen hatte, photographiert (siehe Photographie 1).

Über die Kernteilungsperiodizität bei den Prothallien von Osmunda regalis L.

Es standen mir eine Reihe gut entwickelter Osmunda-Kulturen zur Verfügung, sodaß ich die Gelegenheit benutzte, einige Untersuchungen über die Kernteilungsperiodizität dieser Prothallien anzustellen. In einer Arbeit von K. Abele Riga, (Bot. Archiv XI. Bd. 1925, S. 471 bis 474) findet sich eine übersichtliche Zusammenstellung der bisher gewonnenen Resultate über diese Frage. Ich komme darauf noch zurück. Zunächst einige technische Erörterungen. Zu bestimmten Stunden schnitt ich aus den Kulturen, die alle achtzehn bis zwanzig Tage alt waren und an demselben Fenster gestanden hatten, mehrere Agar-Agar-Blöcke heraus, und fixierte die Agar-Agar-Stücke, auf denen die jungen Vorkeime durch die Rhizoiden festgehalten wurden, mit Chromsäure-Eisessig. Die Agarblöcke hatten eine Kantenlänge von durchschnittlich 1,5 cm. Nach hinreichender Färbung mit Hämalaun (P. Meyer) führte ich die Agarblöcke durch die Alkoholstufen und vom hundertprozentigen Alkohol in Nelkenöl. Im Nelkenöl schnitt ich diejenige Fläche des Blocks, auf der die jungen Vorkeime saßen, mit einem Rasiermesser so dünn wie möglich ab und brachte den Schnitt auf einen Objektträger. Dort wurden die Präparate durch die Xylolstufen ganz allmählich in Canadabalsam übergeführt. Ich mußte hierbei sehr vorsichtig verfahren; die ersten Präparate gingen mir alle verloren, da die Prothallien bei schnellem Zusatz von Canadabalsam schrumpften. Wenn auch bei dem beschriebenen Prozeß immer eine Reihe von Prothallien abschwimmen, so bleiben doch noch genügend vorhanden, um Zählungen vornehmen zu können. Ich zählte in einigen hundert Prothallien die Kerne und merkte mir dabei die Zahl der in Teilung begriffenen aller Phasen. Dabei ergaben sich folgende Werte:

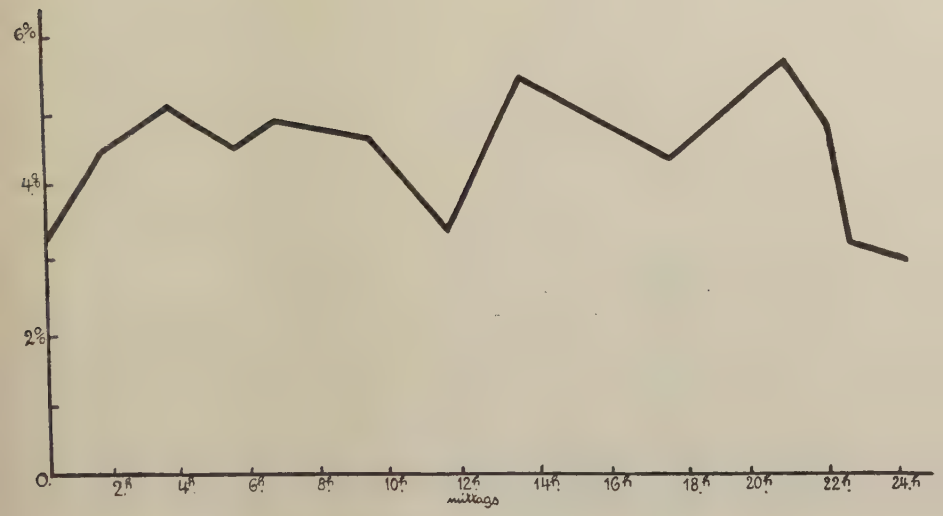
	In Teilung waren		Nicht in Teilung war.		Zahl der gezählt. Kerne insgesamt
	Absol.	%	Absol.	%	
2 Uhr morgens	20	4,0	491	96,0	511
4 „ „	24	4,9	465	95,1	489
6 „ „	23	4,6	481	95,4	504
7 „ „	25	4,8	499	95,2	524
10 „ „	23	4,4	496	95,6	519
12 „ mittags	18	3,2	548	96,8	566
2 „ „	25	5,1	462	94,9	487
4 „ „	24	4,7	486	95,3	510
6 „ abends	23	4,1	536	95,9	559
9 „ „	26	5,2	470	94,8	496
10 „ „	23	4,4	494	95,6	517
11 „ „	14	2,8	486	97,2	500
12 „ „	13	2,5	502	97,5	315

Ich habe nach diesen Werten eine graphische Darstellung angefertigt, die folgendes Bild ergab (siehe Seite 21):

Diese geringen Schwankungen berechtigen uns nicht, von Maxima und Minima zu sprechen, denn die Abweichungen vom Durchschnitt liegen alle weit innerhalb der Fehlergrenze. Es muß also auf Grund der gefundenen Werte gesagt werden, daß die Zahl der in Teilung begriffenen Kerne zu allen Zeiten ungefähr dieselbe ist, konstante Bedingungen vorausgesetzt.

In welchem Verhältnis stehen nun diese Feststellungen zu denen früherer Untersucher? Über diese Frage liegen Arbeiten vor von Karsten, Lewis, Kellicott, Friesner und Abele. Die Autoren arbeiteten mit oberirdischen und unterirdischen Teilen verschiedener Pflanzen, bei verschiedenen Beleuchtungs- und Temperaturbedingungen. Ihre Resultate sind in nachstehender Tabelle aufgeführt (Siehe Seite 22) Die der Abelschen Arbeit entnommene Tabelle gibt die Zeitpunkte der Maxima und Minima der Zahl der Kernteilungen wieder. In ihr erscheinen die Maxima und Minima ganz unregelmäßig über die Tagesstunden verteilt. Es zeigt sich, daß die Zahl der zu ein und derselben Zeit von den verschiedenen Autoren gefundenen Minima etwa ebenso groß ist, wie die der Maxima! So ergaben z. B. von vier Untersuchungen, die für die Stunde sechzehn Uhr mittags angestellt wurden, zwei das Ergebnis: Minimum, und

zwei Untersuchungen zeigten eine Höchstzahl an Kernteilungsvorgängen. Derselbe Vergleich ist an Hand der Tabelle leicht auch für die anderen Tageszeiten anzustellen.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
I. Karsten						mi																		ma
II. Karsten				ma								mi				ma		mi						
III. Lewis				mi								ma				mi								ma
IV. Kellicott							mi						ma		mi								ma	
V. Karsten							mi		ma							mi					ma			
VI. Karsten							ma														mi			
VII. Friesner					ma					mi	mi		ma		mi		ma				mi			
VIII. Friesner	ma										mi				ma				mi		ma		mi	
IX. Friesner	mi				mi		mi						ma		mi						ma			
X. Friesner	mi				ma								mi				ma							
XI. Abele												ma		mi						ma		mi		
																ma								

2. Entwicklung des Prothalliums von Polypodium vulgare L.

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel III	Fig. 1	21. 8.	5.30 Uhr nachm.	2
„	„ 2	22. 8.	8 „ abends	3
„	„ 3	24. 8.	3 „ nachm.	5
„	„ 4	26. 8.	3.25 „ „	7
„	„ 5	28. 8.	3.25 „ „	9
„	„ 6	29. 8.	11 „ nachts	10
„	„ 7	3. 9.	11 „ vorm.	14
„	„ 8	7. 9.	11 „ „	18
„	„ 9	10. 9.	9 „ „	21
„	„ 10	12. 9.	4 „ nachm.	23
„	„ 11	14. 9.	10 „ vorm.	25
„	„ 12	16. 9.	10 „ „	27
„	„ 13	18. 9.	12 „ „	29
„	„ 14	21. 9.	5 „ nachm.	32
„	„ 15	23. 9.	5 „ „	34
„	„ 16	25. 9.	9 „ abends	36
„	„ 17	27. 9.	2.30- 3.30 Uhr nachm.	38
„	„ 18	29. 9.	9.30-10.30 „ vorm.	40
„	„ 19	1. 10.[1])	10 -11.30 „ „	42

Keimung und erste Teilungen.

Die bilateral gebauten Sporen von Polypodium vulgare (im Mittel auf vierzig Messungen: 38,6 µ breit und 59,8 µ lang) stellen in größeren Mengen ein schön goldgelb gefärbtes Pulver dar, dessen Farbe von dem reichen Gehalt an Öl herrührt. Die farblose äußere Sporenhaut besitzt kleine warzenförmige Prominenzen und ist dünn genug, um erkennen zu lassen, daß sich die Spore, nachdem sie einige Tage auf dem Substrate gelegen hat, kurz vor der Keimung sehr stark mit Chlorophyllkörnern anreichert. Inzwischen hat sie auch eine mehr kugelige Form angenommen. Am siebenten Tage nach der Aussaat erfolgte die Keimung, kenntlich durch das als farblose Papille sich vorschiebende Wurzelhaar. Die Anlage des ersten Rhizoids kann, wenn man die Richtung der größten Streckung als Längsachse bezeichnet, lateral sein, wie Jakowatz mitteilt, und wie es auch

[1]) Siehe die am gleichen Tage angefertigte Aufnahme (Nr. 2).

in meinen Kulturen vorkam; ebenso häufig aber auch lag das erste Rhizoid in der Verlängerung der Längsachse. Inzwischen ist in der kugeligen Sporenzelle schon eine Wand gebildet worden, die senkrecht zur Wachstumsrichtung des jungen Vorkeimes steht, und die Sporenzelle in eine obere und untere Zelle zerlegt. Letztere kann als Basalzelle bezeichnet werden (Figur 1, Wand a-a, Tafel III). Nach kurzer Zeit folgte dem ersten Rhizoid in der Nachbarzelle der Basalzelle ein zweites (Figur 7, Tafel III).

Bis hierher läuft der Entwicklungsgang des Polypodiaceen-Vorkeimes parallel dem von Osmunda, aber schon der nächste Teilungsschritt zeigt eine Abweichung. Während bei Osmunda (siehe Tafel I) jetzt eine Wand senkrecht zu a-a auftritt (Figur 1, Tafel III), wird im Fall von Polypodium die obere Tochterzelle nach Streckung abermals durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt (die ..... Wand in Figur 1, Tafel III). Wir haben nun im ganzen drei übereinander liegende Zellen, und damit das typische Fadenstadium, das der Vorkeim der Polypodiaceen durchläuft, und das bei Osmunda nicht vorkam. Die Zahl dieser Protonemazellen, wie sie auch genannt werden, ist ganz verschieden, sowohl innerhalb der einzelnen Familien, als auch unter den verschiedenen Familien selbst. Bei Polypodium vulgare fand ich, daß das Protonema im allgemeinen sehr kurz blieb. Im Durchschnitt betrug die Zahl seiner Zellen vier. In dem Fall, der in Figuren 32 bis 39, Tafel III dargestellt ist, wurde diese Zahl überschritten. Die Länge des Protonemas hängt in vielen Fällen von der Beleuchtung ab, doch ist es mitunter auch eine Eigentümlichkeit einer Familie, ein längeres Fadenstadium zu durchlaufen (z. B. Phegopteris polypodioides). Noch ehe die dritte Gliederzelle zerlegt wird, sehen wir mit der vorletzten Gliederzelle eine Veränderung vor sich gehen (Figur 2, Tafel III). In ihr ist eine Längswand aufgetreten. Die Bildung dieser Wand habe ich in der überwiegenden Zahl der Fälle immer vor Entstehung der Scheitelzelle beobachtet. Unter zwanzig jungen Vorkeimen, die ich von Polypodium verfolgte, waren nur zwei, aus deren Scheitelzelle bereits zwei Segmente hervorgegangen waren, während die Gliederzelle noch keine Teilung erfahren hatte. Jakowatz betrachtet das frühe Auftreten einer Längswand in einer der Gliederzellen als einen „nicht oft“ vorkommenden Ausnahmefall. Meine Beobachtungen ergaben, wie schon angedeutet, ein davon verschiedenes Resul-

tat. Nach weiteren zwei Tagen (Figur 3, Tafel III) hat die Endzelle des Fadens sich gestreckt, sonst ist mit ihr nichts geschehen, dagegen haben die beiden nebeneinander liegenden Zellen, die aus der zweiten Gliederzelle hervorgingen, eine Teilung senkrecht zur Längsachse des Protonemas erfahren.

Scheitelzelle.

In der nächsten Zeichnung (Figur 4, Tafel III) sehen wir, daß mit der Endzelle eine Veränderung vor sich gegangen ist. Eine schräg liegende Wand b-b hat sie in zwei ungleich große nebeneinanderliegende Zellen zerlegt. Eine dieser beiden Zellen wird nun zur Scheitelzelle, und zwar ist es immer diejenige, deren Winkel größer als neunzig Grad ist (vgl. auch Figur 21 und 22, Tafel III). Diese zuletzt erwähnte Wand (b-b in Figur 4, Tafel III) liegt nun nicht in allen Fällen geneigt zur Richtung der Längsachse des Fadens, sie kann auch genau senkrecht zur zuletzt gebildeten Querwand in der Medianen stehen (Figur 37, Tafel III). In diesem Fall sind die beiden nebeneinander liegenden Zellen gleich groß, man kann dann nicht im Voraus sagen, welche von beiden die Scheitelzelle ergeben wird. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, kann sowohl die eine als auch die andere diese Funktion übernehmen. Ich habe auch einmal gesehen, daß zunächst beide Zellen eine Zeit lang als Scheitelzellen funktionierten; dann ging eine davon in Dauergewebe über. Eine gleiche Beobachtung konnte ich, wie schon erwähnt, bei Osmunda regalis machen (vgl. Figuren 61 bis 66, Tafel VI).

Die Gliederzellen.

Ehe ich das Schicksal der Scheitelzelle weiter schildere, sollen noch ein paar kurze Angaben über die Teilungen, die in den Protonemazellen erfolgen, gemacht werden. Die Basalzelle erfährt in dem Entwicklungsgang Figuren 1 bis 19 keine Veränderung mehr, dagegen tritt in ihr in anderen beobachteten Fällen nachträglich noch eine Längswand auf. Das Prothallium der Figur 26 ist vierzehn Tage alt, in der Basalzelle sieht man die nachträglich aufgetretene Längswand. Auch in dem Protonema der Figur 36 hat die Basalzelle die erwähnte Teilung erfahren. Dies Objekt war neun Tage alt. Ich habe das Auftreten einer Längswand in der Basalzelle der Polypodiaceen-Vorkeime öfter beobachtet.

Die in der ersten Gliederzelle gebildete Längswand war

schon erwähnt worden, die beiden hierdurch gebildeten nebeneinander liegenden Zellen werden durch je eine zur Längswand senkrecht stehende Wand nochmals zerlegt. Die erste Gliederzelle besteht nunmehr aus vier Zellen. Die linke hintere Zelle wird noch einmal zerlegt, durch eine Wand a-a (Figur 5, Tafel III), in der über ihr liegenden Schwesterzelle tritt (Figur 7) eine Wand parallel zur Richtung der Längsachse auf (a-a in Figur 6, Tafel III). Innerhalb der nächsten zwei Wochen geht keine Veränderung mehr in dem basalen Teil des Vorkeimes vor sich (Figur 6 bis 11, Tafel III). Dann beobachtete ich noch eine nachträglich auftretende Wand b-b in Figur 11, die in gleicher Richtung verlief wie die im Stadium der Figur 6 zuletzt aufgetretene Wand a-a. Nun tritt keine Teilung mehr ein. Die acht Zellen, die wir in Figur 6 den basalen Teil zusammensetzen sehen, finden wir auch in Figur 19 wieder. Die Art der Aufteilung der Gliederzellen ist an kein bestimmtes Gesetz gebunden, ebensowenig auch der Grad ihrer Teilungen. In den Figuren 20 bis 31 sehen wir eine geringere, in den Figuren 32 bis 39 eine größere Tendenz zur Aufteilung der Gliederzellen des Protonemas.

Im Fall der Figur 4, Tafel III, war die Endzelle des Protonemas durch eine schräg liegende Wand b-b in eine linke Zelle — die zukünftige Scheitelzelle — und eine kleinere rechte Zelle zerlegt worden, von der Jakowatz sagt: „Sie bleibt dem Hauptfaden 1 erhalten und bleibt nie einzellig!“ Die Aufteilung dieser Zelle kann einen ganz verschiedenen Verlauf nehmen: in Figur 6, Tafel III haben wir den Fall, daß die erste in ihr auftretende Wand eine Bogenwand ist. Auf diese setzt sich in Figur 7, Tafel III eine Wand parallel zur Längsachse des Fadens auf. In Figur 22 haben wir den Fall, daß diejenige Tochterzelle der Endzelle, die nicht zur Scheitelzelle wird, in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt wird.

Schließlich sei noch auf einen Fall verwiesen, der in Figur 38 zur Darstellung gebracht wurde; hier konnte ich das Auftreten einer Längswand in der rechten Hälfte der Endzelle beobachten (die — — — Wand in Figur 38).

Weitere Entwicklung der Scheitelzelle.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der Anlegung der Fläche des Prothalliums. Auf Wand b-b der Zeichnung 4, die wir in Figur 5 leicht wiederfinden, hat sich ungefähr senkrecht eine Wand c-c aufgesetzt, damit haben wir die

zweischneidige Scheitelzelle „S“ (Figur 5, Tafel III), deren erstes Segment links liegt. Die Scheitelzelle bildet in der Regel abwechselnd nach links und rechts senkrecht aufeinander stehende Wände aus, ganz in der Weise, wie sie für Osmunda beschrieben wurde. Die Zahl der von der Scheitelzelle gebildeten Segmente betrug im Entwicklungsgang der Figuren 1 bis 19 im ganzen sechs. Davon liegen nur zwei Segmente rechts, die übrigen vier links der Medianen. Das erklärt sich aus dem Umstand, daß die Scheitelzelle einmal parallel zur zuletzt gebildeten Wand sich segmentiert hat, und zwar bei Bildung der Segmente V und VI (Figur 11, Tafel III). Das ist keine Besonderheit, ich habe diesen Fall auch bei anderen Arten hin und wieder beobachten können (z. B. Pteris aquilina). Die Zahl der Segmente kann sechs auch übersteigen. Figur 27, Tafel III stellt ein Polypodium-Prothallium dar, dessen Scheitelzelle neun Segmente gebildet hat. Über die Aufteilung der von der Scheitelzelle gebildeten Segmente brauche ich nichts besonderes zu sagen; sie stimmt überein mit den entsprechenden Vorgängen bei Osmunda regalis, und deckt sich im einzelnen ganz mit den Beobachtungen von Jakowatz, Petersen und Döpp.

Ein Blick auf den Teilungsmodus, der bei Segment III in den Figuren 7 bis 10 zum Ausdruck kommt, zeigt die vollkommene Übereinstimmung mit dem bei Osmunda Gesagten. Auch bezüglich des Verhaltens der Scheitelzelle bei ihrer Aufteilung kann ich auf die bei Osmunda gewonnenen Erfahrungen hinweisen. Wie dort, so zerfällt sie auch hier in eine Rand- und eine Flächenzelle (Figur 11, Tafel III).

Abdrängung der Scheitelzelle.

Die Flächenzelle wird nur noch ein einziges Mal geteilt (vgl. Figuren 13 und 19). Auch die Randzelle ging hier, anstatt zur Bildung der Scheitelkante zu schreiten, außerordentlich früh in Dauergewebe über. Zunächst zerfällt sie (Figur 11, die — — — Wand) durch eine antikline Wand in zwei nebeneinander liegende Zellen, von denen die linke bald eine Teilung durch eine Perikline erfährt (Figur 13, Tafel III, die .... Wand). In der rechten Zelle tritt eine ganz abnorme Wand auf, die von der — — — Antiklinen (Figur 14) bogenförmig nach außen verläuft. Diese Wand ist gleichfalls punktiert gezeichnet. Hiermit hört die Tätigkeit der ursprünglichen letzten Scheitelzelle, die ja eigentlich die Scheitelkante liefern sollte, auf. (vgl. Figur 19). Dagegen

hebt in Segment III eine ganz auffällige Teilungstätigkeit an (vgl. Figuren 7 bis 11, Tafel III). Diese Tätigkeit bewirkt offenbar die Unsymmetrie des Prothalliums. In Figur 7 liegt die Scheitelzelle noch in der Medianen. Das nächste Stadium der Figur 8 zeigt schon eine leise seitliche Verschiebung, die in den folgenden Zeichnungen (Figuren 9 bis 11) in eine deutliche Unsymmetrie übergeht. Vielleicht kann man in dem frühen Übergang der Scheitelzelle in Dauergewebe und dem Erwachen einer regen Teilungstätigkeit in Segment III eine Correlationserscheinung sehen. Es ist denkbar, daß äußere Bedingungen, wie Licht, Ernährung oder das Auftreten von Pilzhyphen von so ungünstiger Einwirkung auf das Vorwärtskommen der Scheitelzelle und ihre Umgebung waren, daß diese ihre Tätigkeit früh einstellen mußte und daß dafür ein anderer Zellkomplex — in diesem Fall Segment III — einsprang. Auch bei anderen Arten, besonders bei Osmunda regalis, habe ich beobachten können, daß die Scheitelzelle sehr früh abgedrängt wurde, und ganz kurz nach der Aufteilung in Dauergewebe überging. An anderer Stelle des Prothalliums bildete sich dann ein meristematisches Gewebe, das später die Scheitelkante lieferte. Auch in dem bei Polypodium beobachteten Fall ließ sich leicht eine Analyse durchführen, die deutlich zeigte, daß die später wohlausgebildete Scheitelkante ihre Entstehung dem Segment III verdankt. Da der Fall bei Polypodium (Figur 19) ganz besonders klar lag, habe ich eine Vergrößerung der betreffenden Zellgruppen (Figuren 8 bis 19, Tafel VI) vorgenommen. Segment III in Figur 8 finden wir in vergrößertem Maßstab wieder in Figur 8 a mit der Scheitelzelle „S" rechts. Die erste in ihm aufgetretene Wand war wie immer in diesen Fällen eine Perikline (a-a in Figur 8 a). Die Randzelle zerfällt dann durch eine Antikline (— — — gezeichnet) in zwei neben einanderliegende teilungsfähige Zellen, die beide wieder nach dem bekannten Modus Teilungen durch Perikline und Antikline erfahren. Von den vier nebeneinanderliegenden Zellen habe ich nun die am weitesten nach rechts gelegene (Zelle „Alpha" Figur 8a) weiter verfolgt, um zu zeigen, wie sich vornehmlich aus ihr die spätere Scheitelkante ableiten läßt. In Zelle „Alpha" tritt nun nicht, wie man erwarten könnte, eine perikline Wand auf, sondern zunächst nochmals eine Wand senkrecht zur Peripherie. In Figur 10 a ist sie mit —. .—. .— markiert. Die dadurch aus der Zelle „Alpha" (Figur 8 a, Tafel III) herausgeschnittene links liegende Zelle „β"

(Figur 10 a) treffen wir nun in allen folgenden Zeichnungen (10 a bis 19 a) immer wieder an. Die sie links und rechts begrenzenden Wände sind mit —.—.— und —. .—. .— in allen Figuren gleichmäßig bezeichnet und daher leicht wieder aufzufinden. Zelle „β", Figur 10 a vergrößerte sich zunächst, dann zerfiel sie durch eine perikline Wand (Figur 11 a und 12 a) in Rand- und Flächenzelle, die Randzelle lieferte immer wieder neue teilungsfähige Zellen, nach dem bekannten Modus, in dem perikline und antikline Wände miteinander abwechseln. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Wände ist auch hier durch bestimmte Markierung der Linien zum Ausdruck gebracht (siehe Tabelle auf Tafel III). Es sei nur noch erwähnt, daß die Aufteilung mit ganz besonderer Regelmäßigkeit vor sich geht.

Die Ausbildung eines neuen meristematischen Gewebes als Ersatz für die frühzeitig abgedrängte Scheitelzelle kann nun auch in anderer Weise erfolgen. So beobachte ich z. B. einen Fall (Tafel VI), bei dem aus der Randzelle eines bestimmten Segmentes durch das Auftreten einer Bogenwand gleichsam eine neue zweischneidige Scheitelzelle herausgeschnitten wurde (Figuren 70 bis 75, Tafel VI). In Segment IV sehen wir diese Wand (a-a). Die weitere Entwicklungsgeschichte (Figuren 72 bis 75) zeigt, daß die zweite Scheitelzelle „S 2" alsbald aufgeteilt wird und daß sie eine wohl ausgebildete Scheitelkante liefert (Figuren 74 bis 75, Tafel VI). Die ursprüngliche Scheitelzelle „S 1" ist inzwischen immer mehr abgedrängt worden, die Zahl ihrer Teilungen nimmt ab und im zuletzt gezeichneten Stadium (Figur 75, Tafel VI) ist sie wohl schon in den Zustand des Dauergewebes übergegangen.

Der Ersatz eines Meristemes durch ein anderes wird in der Literatur häufiger erwähnt, wenn auch in einem anderen Zusammenhang. So fand Goebel bei der Polypodiacee Gymnogramme leptophylla, daß die Scheitelzelle nach Ausbildung von wenigen Segmenten verschwindet. Die Zellbildung geht dann von einem seitlich gelegenen Meristem aus (Goebel, Bot. Zeitung 1877).

War in den bisher beschriebenen Fällen die Aufteilung der letzten Scheitelzelle im allgemeinen regelmäßig, so kommen häufig auch andere Modifikationen vor. Im Fall der Figuren 20 bis 31, Tafel III, wird die letzte Scheitelzelle durch eine Perikline zerlegt (Figur 28), der keine Antikline folgt, sondern abermals eine Perikline (Figur 29). Die neu entstandene Randzelle zerfällt dann (Figuren 30

bis 31) durch drei aufeinanderfolgende antikline Wände in vier nebeneinander liegende Zellen. Das Auftreten zweier perikliner Wände nacheinander bei Aufteilung der Scheitelzelle habe ich nur in diesem einen Fall beobachten können.

Behaarung der Polypodium-Prothallien.

Über die Frage der Behaarung bei Polypodium vulgare bestehen in der Literatur ganz verschiedene Angaben. Jakowatz sagt: „Protonema sowohl als auch das flächenförmige Prothallium sind vollständig papillenlos!" Dagegen gibt Lagerberg an: „Der Gametophyt von Polypodium kann sogar eine deutliche Herzform schon angenommen haben, ohne ein einzigstes Haar zu besitzen". Bei meinen Kulturen — das Sporenmaterial stammte teils aus dem hiesigen botanischen Garten, teils aus Holstein — machte ich folgende Beobachtungen: In allen Schalen war die überwiegende Mehrzahl der Vorkeime papillenlos, nur ein kleiner Teil trug Haare. Von 18 mit dem Zeichenapparat längere Zeit aufgenommenen Prothallien bekam nur eines am dreißigsten Tage ein Haar. Andererseits fand ich junge Prothallien, bei denen die Scheitelzelle noch nicht, oder gerade aufgeteilt war und die in der Nähe des Scheitels Haare trugen (Figuren 6 und 7, Tafel II). Der Grad der Behaarung war bei den einzelnen Objekten ganz verschieden. Neben solchen, die bis in ihr hohes Alter nur ein oder zwei Haare in der Nähe der Einbuchtung trugen, fanden sich in der gleichen Kultur Exemplare, die dicht mit Haaren besetzt waren, als sei die Behaarung ein charakteristisches Merkmal dieser Gattung. Die Haare hatten einen dicken kurzen Stiel, und ein kugelrundes Köpfchen. Teilweise standen sie in größeren Zwischenräumen am Rande des Vorkeimes, teilweise war der Rand auch wieder dicht besetzt damit. Während einige Prothallien auf Ober- und Unterseite vollständig papillenlos waren, zeichneten sich wieder andere durch reiche Behaarung, vorwiegend auf der ganzen Unterseite aus, während die Oberseite nur im hinteren Teil Papillen trug. Auch zwischen den Archegonien standen vereinzelt Haare.

Im Anfang machten die Prothallien von Polypodium vulgare bei der mikroskopischen Beobachtung große Schwierigkeiten. Fast alle beobachteten Exemplare begannen sich zu wölben und zwar derart, daß die mittlere Partie sich hob, während die Scheitelregion dadurch in den Agar eingebohrt wurde. Zunächst versuchte ich, mit einer Nadel durch leisen Druck auf die gewölbte Partie die Konvexität

zurückzudrängen, aber das half nur für ein bis zwei Tage. Später schob ich unter den Scheitel vorsichtig einen kleinen Glassplitter. Auf dieser Unterlage glitten die meisten Objekte entlang und breiteten sich nach einigen Tagen schön flach aus. Größere Prothallien waren so gut an das Substrat angepreßt, und so flach ausgebreitet wie ich es bei nur wenigen anderen Arten beobachtete. Im Herbst wuchs der Scheitel zu einem mehrzipfeligen Lappen aus. Einer der Zipfel verbreiterte sich dann im nächsten Frühjahr und wurde zu einem neuen Prothallium mit wohl ausgebildetem Meristem. Im schmalen hinteren Teil dieses Prothalliums bildeten sich Rhizoiden, die untere Seite war hinter der Scheitelbucht dicht mit Archegonien besetzt. Im Alter von sieben Monaten war die Form der Vorkeime sehr verändert: Die Ränder erschienen unregelmäßig gelappt, teilweise hatten sich die Flügel ineinander eingerollt. Ein Aufrichten der Gametophyten, so daß sie senkrecht auf dem Substrat standen, wie es bei anderen Arten schon früh der Fall war, kam hier erst sehr viel später vor.

Wie bei allen anderen untersuchten Polypodiaceen, so bildete sich auch bei Polypodium vulgare eine mehrschichtige Mittelrippe aus, deren Entstehungsbeginn ungefähr in die Zeit der Aufteilung der Scheitelzelle fällt. Über ihre Bildung braucht an dieser Stelle nichts mehr gesagt zu werden. Ich habe fast alle untersuchten Arten geschnitten und gesehen, daß sie sich in der von Döpp angegebenen Weise verhalten.

Was die Verteilung der Sexualorgane betrifft, so fand ich in meinen Kulturen folgende Formen:

1. solche, mit gut ausgebildetem Meristem, die auf der Unterseite hinter der Scheitelbucht Archegonien dicht gedrängt trugen. Die ersten weiblichen Sexualorgane traten fünfundzwanzig Tage nach der Keimung auf. Außerdem waren diese Prothallien in ihrem basalen Teil am Rand und auf Ober- und Unterseite mit Antheridien besetzt.

2. Prothallien, die nur Archegonien trugen. Sie hatten eine gut ausgebildete Scheitelbucht.

3. Entwicklung des Prothalliums von Athyrium filix femina. Roth.

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel IV.	Fig. 1	5. 6.	9 Uhr abends	5
„	„ 2	6. 6.	10 „ „	6
„	„ 3	8. 6.	5.40 „ nachm.	8
„	„ 4	10. 6.	9.15 „ abends	10
„	„ 5	11. 6.	9.15 „ „	11
„	„ 6	12. 6.	9.15 „ „	12
„	„ 7	15. 6.	10.30 „ vorm.	15
„	„ 8	16. 6.	10.30 „ „	16
„	„ 9	21. 6.	7 „ abends	21
„	„ 10	24. 6.	9.45 „ morgens	24
„	„ 11	26. 6.	11 „ abends	26
„	„ 12	28. 6.	6 „ „	28
„	„ 13	30. 6.	6 „ „	30
„	„ 14	2. 7.	9 „ morgens	32

Photographie 3 am 4. Juli aufgenommen.

Protonemastadium.

Die bohnenförmigen Sporen dieser Art besitzen eine gelbbraun gefärbte äußere Sporenhaut, die mit winzigen, unregelmäßigen Erhebungen besetzt ist und das Öl im Inneren der Sporenzelle durchscheinen läßt (Größe 26, 3 μ breit und 40,6 μ lang). An der Bauchseite der Sporen befindet sich eine Leiste, jene Stelle, an der die Öffnung der Spore bei ihrer Keimung erfolgt. Zunächst zeigt sich ein farbloses Rhizoid, das in den meisten Fällen seitlich entstand, seltener gegenüber dem Scheitelpunkt (Figur 15, Tafel IV). Die Entwicklung des Fadenstadiums läßt keinerlei Abweichung von der allgemein für die Polypodiaceen beobachteten Art erkennen, die bei Polypodium vulgare bereits geschildert wurde. Das Protonema bei Athyrium filix femina war ganz auffällig kurz. Bereits in der ersten oder zweiten Gliederzelle schritt der Vorkeim zur Ausbildung einer Scheitelzelle („S“ in Figur 1, Tafel IV). Die die Scheitelzelle aus der Endzelle des Fadens herausschneidende Wand war entweder geneigt (a-a in Figur 1, Tafel IV) zur letzten Querwand, oder sie war eine Longitudinalwand, auf deren Ent-

stehung eine Dichotomie des Fadens folgte (a-a in Figur 16, Tafel IV). Auf die Dichotomie wird noch später eingegangen werden.

Jakowatz gibt etwas höhere Werte für die Länge des Fadens an, als ich. Ich glaube, daß in meinen Kulturen die Protonemata außergewöhnlich kurz waren, wohl infolge der Beleuchtung. Die Nachbarzelle der Scheitelzelle, die Jakowatz als zum Hauptfaden I gehörig bezeichnet, erfuhr bei dem in Figuren 1 bis 14 dargestellten Exemplar nur noch eine einzige Teilung. Kam die Scheitelzelle erst in der dritten Gliederzelle zur Ausbildung, so trat in der ihr benachbarten Zelle meistens ganz kurz nach der die Scheitelzelle bildenden Wand ebenfalls eine Längswand auf. Auch die Basalzelle erfuhr, allerdings nur in wenigen Fällen, später noch eine Zerlegung in zwei nebeneinander liegende Zellen (Figur 23).

Aufteilung der Scheitelzelle.

Der Übergang zur Flächenbildung ging von Fall zu Fall ziemlich verschieden vor sich. In Figuren 12 a bis 14 a ist die Aufteilung der letzten Scheitelzelle, die sich in dem durch die Figuren 1 bis 14 dargestellten Exemplar vollzog, in vergrößertem Maßstab wiedergegeben. Auf die die letzte Scheitelzelle zerlegende perikline Wand setzten sich senkrecht nacheinander fünf Wände auf (Figur 12 a). Die so entstandenen neuen sechs Randzellen vermehrten sich nach dem bekannten Gesetz, nach dem Perikline und Antikline miteinander abwechseln. (Figuren 13 a bis 14 a, Tafel IV). Das in Figur 25 links gelegene Prothallium zeigt, daß die Aufteilung der Scheitelzelle hier regelmäßiger vor sich ging. Die einzelnen Segmente waren in ihrem hinteren Teil sehr schmal, teilweise sogar nur einreihig (Figur 14, Segment V), nach dem Rande zu erweiterten sie sich sehr stark, wodurch die typische fächerförmige Gestalt bedingt wurde.

Doppelprothallium.

Die Vorkeime von Athyrium filix femina zeigten in meinen Kulturen starke Neigung zur Lappenbildung. Ich hatte Gelegenheit, die Entstehung eines Prothalliums mit zwei Lappen, eines Doppel-Prothalliums, von der Spore ab längere Zeit hindurch zu verfolgen (Figuren 15 bis 26, Tafel IV). Der sechs Tage alte Vorkeim (Figur 15) besteht aus Basalzelle und erster Gliederzelle. Letztere wird durch Wand a-a zerlegt (Figur 16), und zwar, da diese Wand median ver-

läuft, in zwei gleichgroße Zellen. Jede der beiden können wir als Basalzelle eines Fadens auffassen. In ihnen sehen wir je eine Wand auftreten, die nach der Spitze zu die erste Gliederzelle der beiden neuen Protonemata abschneidet (Figur 17, Zellen g und g 1). Beide waren reich mit Chlorophyllkörnern versehen, vergrößerten sich und machten eine nochmalige Teilung durch Wände parallel zur letztgebildeten Wand (. . . Wände in Figur 19) durch. Inzwischen ist der linke Ast dem rechten bereits um einen Teilungsschritt vorausgeeilt (Figur 19). Auf die letzte Querwand dieses Fadens hat sich eine Wand senkrecht etwas links der Medianen aufgesetzt (Figur 19). Von den beiden hierdurch entstandenen ungleich großen Zellen wird die rechts gelegene größere zur Scheitelzelle, wie die Figuren 20 bis 26 zeigen. Der rechte Ast folgt alsbald dem Beispiel des linken (Figur 20, Tafel IV). Das Doppel-Prothallium konnte ich bis zur Aufteilung der beiden letzten Scheitelzellen verfolgen (Figur 26). Infolge starker Überwucherung des Exemplars durch Pilzhyphen war ich gezwungen, es in eine andere Schale zu übertragen. Leider mißlang der Versuch, es zum Weiterwachsen zu bringen. Die Pilze entwickelten sich in der neuen Schale so stark, daß das Prothallium alsbald sein Wachstum einstellte.

In anderen Schalen fand ich ziemlich häufig Doppel-Prothallien von ansehnlicher Größe mit wohl ausgebildeten Scheitelbuchten. Auf der Unterseite hinter ihnen standen vereinzelt Archegonien. Nicht bei allen älteren Doppel-Prothallien war ein Scheitel-Meristem an beiden Ästen festzustellen.

Die Neigung von Athyrium filix femina, mehrere Lappen auszubilden, hatte ich schon erwähnt. Unter den von Athyrium filix femina verfolgten Exemplaren befand sich eines, das, wie sich später zeigte, drei Lappen mit je einem Meristem erzeugte. Figur 17, Tafel V, stellt das jüngste Stadium dieses Prothalliums dar. Die erste Gliederzelle ist zugleich Endzelle des Protonemas. Sie liefert durch Wand a-a die Scheitelzelle „S", die hier rechts der Medianen liegt. Diese Scheitelzelle segmentierte sich zunächst vier Mal, zwei Segmente nach rechts, die beiden anderen nach links bildend (Segment I bis IV in Figur 24). Dann erfolgte während der nächsten fünf bis sechs Tage kein Teilungsvorgang. In dieser letzten Scheitelzelle dagegen traten in Segment II zwei Wände auf (— — — und die . . . . Wand in Figur 23), die dies Segment in drei übereinanderliegende

Zellen zerlegten. Aus der Spitzenzelle dieses Astes ging, wie die weitere Entwicklungsgeschichte zeigte, die Scheitelzelle des obersten Prothalliums hervor, die wir in den Figuren 24 bis 34, Tafel V leicht immer wieder auffinden. Im letzten Stadium, Figur 34, sieht man die Aufteilung der letzten Scheitelzelle. So wie sich eben zeigen ließ, daß Segment II (siehe Figur 24 und ff.), einen der drei Lappen, nämlich den obersten lieferte, kann auch leicht nachgewiesen werden, daß der mittlere Lappen mit der Scheitelzelle „S 2" in Figur 34, Tafel V, hervorging aus Segment I der Figur 24, Tafel V. Während nämlich die erste Scheitelzelle dieses Vorkeimes „S", Figur 24, Tafel V, nur noch einmal sich segmentiert — Figur 27, Wand x-x — und dann zu einem sterilen Lappen auswächst (Figuren 28 bis 34, Tafel V), schiebt sich Segment I, Figur 24, allmählich vor. Es wird zu einem Lappen, der wie Segment II später die Scheitelzelle „S 2" (Figur 34) liefert. Auch für den dritten Lappen, der aus derselben Spore hervorging und mit der Scheitelzelle „S 3" wuchs, kann die gleiche Analyse vorgenommen werden. — Hier müssen wir ausgehen von der Basalzelle „B„ in Figur 21, Tafel V. Sie wird längsgeteilt (Figur 22). Die rechte der gebildeten Zellen verlängert sich zu einem dritten Lappen mit der Scheitelzelle „S 3" (Figur 34).

Der Vorkeim von Athyrium filix femina ist haarlos. Darin stimmen meine Beobachtungen mit denen von Jakowatz überein.

Auf Tafel VI, Figur 30, ist ein Bild eines Längschnittes durch die Mittelrippe eines Vorkeimes von Athyrium filix femina gebracht. Es ähnelt sehr den Längsschnittbildern in der Döpp'schen Arbeit. Ich brauche also auf das Zustandekommen der Mehrschichtigkeit nicht einzugehen.

Die ausgewachsenen Prothallien hatten sich zwar vom Substrat hoch gerichtet und ihre Fläche senkrecht zum Lichteinfall eingestellt. Sonst waren sie im allgemeinen noch gut flach ausgebreitet und der Rand kaum merklich verändert. Die Form der im Sommer 1925 gewachsenen Vorkeime war mehr gedrungen, mit teilweise nach hinten übergreifenden Flügeln. Ganz anders wuchsen die Vorkeime der dritten Aussaat (Oktober 1925). Die Kulturen zeigten durchweg Gametophyten mit langem Protonema, das sich aus mindestens sechs Zellen zusammensetzte. Die erwachsenen Prothallien nahmen eine mehr gestreckte Form an, wie sie bei Osmunda regalis so schön ausgebildet war. Ältere Vorkeime hatten Rhizoiden auf beiden Seiten.

In den verschiedenen Kulturen kamen folgende Haupttypen von Prothallien vor:

1. Solche mit gut ausgebildetem Meristem, die nur Archegonien trugen. Die ersten Archegonien wurden etwa dreißig Tage nach der Keimung beobachtet. Sie saßen nicht nur auf der Unterseite des Thallus, sondern auch oben (Photographie Nr. 3 zeigt das in den Figuren 1 bis 14, Tafel IV dargestellte Prothallium im Alter von vierunddreißig Tagen, man sieht deutlich ein in Bildung begriffenes Archegon);
2. Vorkeime mit Scheitelkante, die Archegonien trugen. Die Flügel waren nach hinten in mehrere Lappen ausgewachsen, die auf der ganzen Ober- und Unterseite, außerdem am Rand dicht mit Antheridien besetzt waren;
3. Hin und wieder fanden sich, besonders in dichten Kulturen, Prothallien, aus deren Unterseite ein Höcker hervorkam. Solche Exemplare verpflanzte ich einzeln in eine neue Schale. Nach einigen Wochen war der Höcker zu einem zungenförmigen Gebilde ausgewachsen, das kein Meristem hatte, und auf der dem Licht abgewandten Seite Archegonien in beschränkter Anzahl trug.
4. In Kulturen, in denen die Vorkeime sehr gedrängt standen, sah ich häufig verkümmerte Exemplare. Auf der Unterseite waren weder Archegonien, noch Antheridien aufzufinden. Die Oberseite trug nur Antheridien, diese in großer Zahl. Am Rand des linken Flügels konnte ich ein gestieltes Antheridium deutlich wahrnehmen. Der Stiel setzte sich meistens nur aus einer, seltener aus mehreren Zellen zusammen.
5. Zuletzt seien noch solche Prothallien erwähnt, die mangels guter Beleuchtung und hinreichender Ernährung nicht so gut vorwärts gekommen waren. Ihre Gestalt ähnelt ganz der der Kümmerprothallien, die bei Pteris aquilina so häufig vorkamen. Die Geschlechtsorgane waren nur durch Antheridien bei ihnen vertreten.

Auf die gleiche Weise wie Döpp bei seinen Kulturen durch künstliche Befruchtung die Ausbildung von Embryonen erzielte, erhielt auch ich junge Sporophyten. Neben diesen fand ich aber auch, allerdings nur an solchen Prothallien, die keine normal entstandenen Embryonen besaßen, mehrfach Sporophyten, die vielleicht apogamer Natur waren (Photographie Nr. 4). Sie näher zu studieren, lag außerhalb des Rahmens meiner Arbeit.

4. Entwicklung des Prothalliums von Aspidium eu-spinulosum Swartz.

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel IV.	Fig. 27	4. 6.	8.30 Uhr vormittags	4
„	„ 28	6. 6.	8.15 „ „	6
„	„ 29	9. 6.	5.20 „ nachm.	9
„	„ 30	12. 6.	9 „ abends	12
„	„ 31	17. 6.	6 „ „	17
„	„ 32	18. 6.	10.30 „ „	18
„	„ 33	22. 6.	11.45 „ vormittags	22
„	„ 34	23. 6.	5 „ nachm.	23
„	„ 35	26. 6.	9 „ vormittags	26
„	„ 36	29. 6.	9.30 „ „	29
„	„ 37	1. 7.	8.50 „ „	31
„	„ 38	3. 7.	8 „ „	33
„	„ 39	5. 7.	8 „ abends	35
„	„ 40[1])	8. 6.	8—12 „ vormittags	38

Die Entwicklung des Vorkeimes dieses Farnes gleicht in vielem der von Aspidium spinulosum. Die bohnenförmigen Sporen besitzen eine braune äußere Haut, auf der sich ungleichmäßige Höcker befinden. An gewissen Stellen erheben sich Zacken auf einer gemeinsamen Leiste. Die Größenverhältnisse der Sporen sind im Mittel 51 μ lang und 32 μ breit.

Wie bei Athyrium filix femina, so waren auch hier die Protonemata der Sommerkulturen auffällig kurz. Die Prothallien nahmen eine gedrungene Gestalt an. Die Scheitelbucht war sehr flach. Bei Anlegung der Fläche wurden im allgemeinen zwei Wege eingeschlagen. Bei allen denjenigen Prothallien, die früh ein Endhaar bildeten, ging immer die Scheitelzelle aus einer der Gliederzellen hervor. Schloß der Faden nicht mit einer Papille ab, so wurde die Endzelle des Protonemas zur Scheitelzelle und zwar entweder durch eine mediane Wand oder durch eine gegen die Mediane geneigte Wand. Wird die Endzelle halbiert, so kann jede der beiden Zellen zur Scheitelzelle werden. Ich habe nur den einen Fall gebracht, in dem die rechte die Fläche

[1]) siehe Photographie Nr. 5.

bildet. (Figuren 14 bis 20, Tafel VI). Eine kleine Abänderung kann dadurch entstehen, daß die letzte Querwand schräg zur Protonemaachse verläuft, was ich auch an den Vorkeimen anderer Arten beobachtete (Woodsia ilvensis, Scolopendrium vulgare u. a. m.). In den Figuren 27 bis 40, Tafel IV, ist ein Vorkeim von Aspidium eu-spinulosum in seiner Entwicklung bis zur Sexualreife wiedergegeben. In diesem Fall schließt das Protonema nicht mit einer Papille ab. In der ersten Gliederzelle wurde gleich die Scheitelzelle zur Ausbildung gebracht (Figur 28, Tafel IV). Auffällig war bei der Tätigkeit der Scheitelzelle ,daß sie häufig Segmente parallel zueinander abschnitt (darauf hat schon Döpp bei Phegopteris dryopteris hingewiesen). Der andere bei Aspidium eu-spinulosum mögliche Fall, daß die Scheitelzelle aus einer der Gliederzellen hervorgeht, ist nicht so häufig, wie der eben beschriebene. Welche der Gliederzellen hierbei in Frage kommt, ist ganz verschieden. In Figur 78, Tafel VI, ist ein junger Vorkeim dargestellt, dessen Endzelle zunächst ein Haar abschnitt. Dann trat eine anfangs schwach gekrümmte Wand auf, die die Protonemazelle „b" in Figur 78, Tafel VI, in zwei ungleich große Zellen zerlegte. Wie die weitere Entwicklung gezeigt hat, kann man hier nicht sagen, daß diejenige Zelle zur Scheitelzelle wird, die den stumpfen Winkel inne hat, im Gegenteil, hier wurde die Scheitelzelle immer von der kleineren Zelle geliefert (Figuren 79—81 Tafel VI). Bei Aufteilung der einzelnen Segmente und der letzten Scheitelzelle waren keine Besonderheiten festzustellen. Auffällig ist auch hier wieder die Einreihigkeit der Segmente in ihrem basalen Teil (Figur 39, Tafel IV). Wie man an allen Zeichnungen von Aspidium eu-spinulosum sieht, treten die Haare sehr früh auf. Sie sitzen am Rand teils in größeren Abständen voneinander, teils dicht nebeneinander, außerdem auf Ober- und Unterseite. Ihre Verteilung auf der Fläche ist sehr unregelmäßig. Auf der dem Licht zugewandten Seite sind sie im Durchschnitt spärlicher als auf der entgegengesetzten Fläche. Besonders die Flügel waren auf der Unterseite arm an Papillen. Ähnlich war ihre Anordnung auch auf der Unterseite. Besonders reich behaart war die Mittelrippe. Im allgemeinen hatten die Papillen einen kurzen Stiel. Hin und wieder sah ich auf der Oberfläche eine kleine turmartige Erhebung von Zellen, auf der sich ein Haar befand. Ihr Gehalt an Chloroplasten war sehr gering, außerdem waren die Chlorophyllkörner erheblich kleiner als die der Flächenzellen.

Die älteren Prothallien in meinen Kulturen waren gut flach ausgebreitet und besaßen zunächst noch die Herzform. Zu Beginn des Winters wurde die Scheitelbucht immer flacher. Im Laufe der Wintermonate wuchs sie dann zu einem langen zungenförmigen Fortsatz aus. Dieser zeigte die Behaarung des Prothalliums. Er war in der Mitte mehrschichtig und trug auch auf der Unterseite Archegonien. An sehr dichten Stellen der Kulturen fand ich häufig Vorkeime, deren Rand stark gelappt war. Solche Exemplare zeichneten sich auch durch eigenartige Schuppenbildungen aus. Döpp hat Ähnliches bei Aspidium dryopteris beobachtet. Bei Lupenvergrößerung erschienen die Schuppen völlig farblos. Unter dem Mikroskop sieht man dann, daß sie zu zwei Drittel ihrer Länge aus langgestreckten Zellen mit verbogenen Wänden bestehen, deren Chlorophyllgehalt nur noch einige wenige Körner umfaßt. Die Schuppen heben sich scharf von dem übrigen mit normalem Chlorophyllgehalt versehenen Prothalliumgewebe ab. Sie waren am Rand und auf der ganzen Fläche mit Haaren besetzt.

Einige Prothallien zeigten im Alter tütenförmige Einrollung.

Ich fand in meinen Kulturen nur Vorkeime mit Archegonien. Diese erschienen 38 bis 40 Tage nach der Keimung. Sie saßen auf der Unterseite am mehrschichtigen Polster der Mittelrippe.

5. Entwicklung des Prothalliums von Pteridium aquilinum Kuhn.

Die Außenhaut der tetraedrischen Sporen ist mit sehr feinen Höckern und höckerigen Leisten dicht besetzt. Ihre Größe beträgt im Mittel 28 µ bis 30 µ. Die Keimung erfolgte ähnlich, wie bei Osmunda regalis durch Aufreißen der Sporenhaut an den drei Leisten. Nach Lagerberg tritt die Keimung sehr rasch ein. Er schreibt: „Am neunten Tage nach der Aussaat war das Substrat von einem zarten grünen Schimmer bedeckt.“ Andererseits hatte Lagerberg auch wieder Aussaaten, die erst nach Wochen keimten. In der Lampa'schen Arbeit findet sich eine Notiz über die nah verwandte Pteris palmata. Danach soll bei dieser Art die Entwicklung auch sehr langsam vor sich gegangen sein. Ich habe die Beobachtung gemacht, daß die Vorkeime von Pteris

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel V.	Fig. 1	23. 8.	10 Uhr vormittags	3
„	„ 2	25. 8.	12.05 „ „	5
„	„ 3	27. 8.	11.30 „ „	7
„	„ 4	29. 8.	11.30 „ „	9
„	„ 5	2. 9.	4.30 „ nachm.	13
„	„ 6	4. 9.	3 „ „	15
„	„ 7	6. 9.	3 „ „	17
„	„ 8	9. 9.	4 „ „	20
„	„ 9	11. 9.	4.30 „ „	22
„	„ 10	13. 9.	11 „ vormittags	24
„	„ 11	15. 9.	10 „ „	26
„	„ 12	18. 9.	11 „ „	29
„	„ 13	22. 9.	4.30 „ nachm.	33
„	„ 14	25. 9.	5 „ „	36
„	„ 15	28. 9.	7 „ „	39
„	„ 16	30. 9.	12.30 „ mittags	41

aquilina im Vergleich zu denen der anderen untersuchten Arten langsam vorwärts kamen. Ausnahmsweise schnell wuchsen zwei Kulturen, die ich im Versuchshaus bei 27 Grad stehen hatte.

Die Vorkeimentwicklung von Pteridium aquilinum zeigte im allgemeinen weder im Faden- noch im Flächenstadium erhebliche Abweichungen von den bisher beschriebenen Polypodiaceen (Figuren 1 bis 16, Tafel V). Auffällig war, daß die Scheitelzelle mehrere Male hintereinander Segmente parallel zueinander abschnitt. (Figur 16, Tafel V). Ich habe häufiger Vorkeime beobachtet, bei denen vier aufeinander folgende Segmente auf der gleichen Seite lagen. Das hat auch Lagerberg oft gesehen. Er bringt auf Tafel I, in Figur 13 seiner Arbeit ein Bild davon. Aber wenn man solche Prothallien, — bei denen, wie Lagerberg sagt: „Die Regelmäßigkeit oft dadurch vereitelt wird, daß die neue Wand eine solche Orientierung erhält, die zum ursprünglichen Arbeitsplan nicht gehört" — längere Zeit hindurch verfolgt und auf Grund des neuen Verfahrens mit dem Zeichenapparat aufnimmt, so sieht man, daß diese scheinbare Unregelmäßigkeit von gar keiner Bedeutung für die Ausgestaltung der Fläche ist. Die betreffenden Prothallien haben am Ende ihrer Entwicklung eine ebenso schöne gleich-

mäßige Gestalt wie diejenigen Vorkeime, deren Scheitelzellen sich normal segmentierten.

Die Aufteilung der Scheitelzelle erfolgte hier mit großer Regelmäßigkeit, und zwar zeigten auch die einzelnen Prothallien untereinander kaum Abweichungen. Da Lagerberg hierauf nicht einging — seine Kulturmethode gab ihm nicht die Möglichkeit dazu — so möchte ich noch mit kurzen Worten an Hand des von mir beobachteten Falles darauf hinweisen, um vor allem die Übereinstimmung mit den übrigen Polypodiaceen zu zeigen. Immer trat in der letzten Scheitelzelle zunächst eine Perikline auf (Figur 12, Tafel V). Dann folgten nacheinander drei Wände senkrecht zur zuletzt gebildeten. (Figur 12, Tafel V). Die vier nebeneinanderliegenden Randzellen werden nun durch aufeinanderfolgende perikline und antikline Wände weiter zerlegt (Figuren 13 bis 16, Tafel V). Auch die Zerlegung der von der Scheitelzelle nach beiden Seiten abgeschnittenen Segmente vollzog sich im allgemeinen regelmäßig. In Segment II, Figur 8, Tafel V, ist, abgesehen von der kleinen dreieckigen Zelle an der Peripherie, die bald ein Antheridium liefert, (Figur 10, Tafel V) zunächst eine Querwand aufgetreten, die ja auch bei anderen Arten immer die Aufteilung einleitete. Eine auf dieser senkrechte Wand (— — Wand in Segment II der Figur 9, Tafel V) bewirkt die Aufteilung der Randzelle in zwei neue Randzellen. Die linke von ihnen zerfällt zunächst in vier übereinander liegende Zellen (Figur 9, Tafel V), die dann später noch weitere Teilungen erfahren. (Figur 11 ff.) Eine nachträgliche Zerlegung der Basalzelle, die bei anderen Arten häufig vorkam, habe ich bei Pteris aquilina nie beobachtet. Auch Lagerberg erwähnt nichts davon. Die Zahl der von der Scheitelzelle gebildeten Segmente betrug, soweit meine Beobachtungen reichen, zehn im Höchstfall.

Ältere Prothallien von Pteris aquilina waren teils sehr schön flach ausgebreitet, mit stark nach hinten verbreiterten Flügeln, teils hatten sie sich vom Substrat erhoben und ihre Flügel derart ineinander eingerollt, daß die typische Tütenform zustande kam. Als Beispiel für tütenförmige Prothallien zählt Lagerberg auf: Phegopteris dryopteris und Phegopteris robertiana. Die Zahl der tütenförmigen Prothallien war bei Pteris aquilina gering. — Es sei noch erwähnt, daß sich in der Lesczyc-Suminsky'schen Arbeit auf Tafel II, Figur 1, eine Abbildung eines sehr gleichmäßig gewachsenen Vorkeimes von Pteris serrulata befindet, die sehr an die Gestalt der Prothallien von Pteris aquilina erinnert.

Von allen ausgesäten Arten zeigten die Kulturen der Pteris aquilina-Sporen das mannigfaltigste Bild. Bei flüchtiger Betrachtung einer solchen Schale mit dem Binokular hatte man zunächst den Eindruck, als seien die Kulturen völlig fehlgeschlagen. Auch beim genaueren Zusehen konnte ich nur feststellen, daß die Kulturen zu mindestens 90 Prozent aus solchen Vorkeimen bestanden, wie ich sie häufiger schon bei anderen Arten unter dem Namen Kümmerprothallien erwähnt habe. Ein Unterschied war nur insofern vorhanden, als diese Prothallien bereits im sehr jungen Alter schon Antheridien besaßen. Anfangs glaubte ich, bestärkt durch das reiche Auftreten von männlichen Sexualorganen, daß die Kulturen aus ernährungsphysiologischen Gründen so schlecht vorwärts gekommen seien. Auch bei anderen Arten kamen die Kümmerprothallien ja vorzugsweise an sehr dichten Stellen der Kultur vor. Deshalb änderte ich die Konzentration des Nährbodens, sowie seine Zusammensetzung und säte von neuem aus. Bei allen diesen Schalen war das Bild ca. drei bis vier Wochen nach der Keimung fast genau das Gleiche, wie bei früheren Aussaaten. Auch ein dritter Versuch, durch Änderung des Nährbodens ein anderes Ergebnis zu erzielen, war erfolglos. Das ließ die Vermutung zu, daß die abnorme Entwicklung von Pteris aquilina vielleicht nicht mit der Beschaffenheit des Nährbodens zusammenhing. Anfang November nahm ich dann nochmals Aussaaten vor, und zwar dieses Mal mit frisch geerntetem Material, das aus der Umgebung von Marburg stammte. Es sei gleich vorweggenommen, daß das Alter der Sporen offensichtlich keine Rolle bei der Entwicklung spielt, wie sich bei den verschiedenen Kulturen zeigte. Diese Aussaaten kamen nun während der Wintermonate erheblich besser vorwärts. Nach mehreren Monaten standen dicht an dicht prächtig entwickelte Exemplare in allen Kulturen, so schön, wie ich sie im Sommer niemals gefunden hatte. Ich möchte also doch annehmen, daß das häufige Auftreten ameristischer Vorkeime in den Sommerkulturen in einem gewissen Zusammenhang steht zur Lichtintensität. Indessen darf nicht außer Beachtung gelassen werden, daß jene ameristischen Formen mit den vielen Antheridien auch in den Winterkulturen vorkamen. In der Art der Ausgestaltung waren sie denen der Sommerkulturen absolut gleich. Nur in der Anzahl ihres Auftretens zeigte sich ein Unterschied. Dieser Umstand läßt vermuten, daß das Vorkommen männlicher ameristischer Gametophyten keine ungewollte Störung

des Entwicklungsganges der geschlechtlichen Generation dieses Farnes darstellt, sondern, daß darin eine dieser Art eigentümliche Entwicklungsstufe zu sehen ist. Zu gleicher Anschauung kam auch Lagerberg bei seinen Beobachtungen.. Daß es sich hier tatsächlich um eine Entwicklungsstufe handelt, wird dadurch bewiesen, daß man immer wieder beobachten kann, wie die ameristischen Vorkeime später noch mit einem Meristem versehen werden. Siehe auch Figur 8, Tafel II.

Viele ameristische Prothallien gingen vorzeitig ein, aber die weitaus größere Zahl wurde mit einer Scheitelzelle versehen, aus der sich eine Scheitelbucht entwickelte.

Zusammenfassend seien noch einmal die verschiedenen Typen von Prothallien aufgezählt, die die Kulturen von Pteris aquilina aufwiesen:

1. mangelhaft ausgebildete ohne Scheitelbucht, sie waren dicht besetzt mit Antheridien. Bei keiner anderen untersuchten Art traten so früh männliche Sexualorgane auf, wie bei Pteris aquilina. Schon am zehnten Tage nach der Keimung waren einige Prothallien reich besetzt damit, obwohl sie im ganzen erst aus acht bis zehn Zellen bestanden. Ich konnte häufig beobachten, daß nicht nur solche Zellen in der Lage waren, Antheridien zu erzeugen, die einem Flächenverbande angehörten, sondern selbst am einreihigen Protonema (Photographie Nr. 6) befanden sich Antheridien. Die Lebensdauer dieser Prothallien war nur kurz. Viele gingen bereits ein, ehe die Antheridien reif geworden waren.
2. Vorkeime, die den unter 1 beschriebenen im jungen Alter sehr ähnlich sahen, auch bezüglich des Reichtums an Antheridien. Indessen waren sie in der Lage, ihr ameristisches Wachstum aufzugeben und sich mit einer Scheitelzelle zu versehen. Diese arbeitete genau wie jede andere zweischneidige Scheitelzelle. Sie teilte sich später auf und ging in eine Scheitelkante über. Auf der Unterseite standen Archegonien. Ich weise noch auf Zeichnung Nr. 8 hin, die sich auf Tafel II befindet. Man sieht das außergewöhnlich lange Protonema. Es bestand anfänglich nur aus einem einreihigen Zellfaden, der sich dann verbreiterte und sehr viele Antheridien erzeugte. Dann erfolgte wieder eine Verschmälerung des Fadens. Er wurde zweireihig. Die

eigentliche Flächenbildung wird eingeleitet durch eine zweischneidige Scheitelzelle.

3. Gut und normal entwickelte Vorkeime, die in der Schale ganz isoliert standen. Auf der Unterseite saßen gleich hinter der Scheitelzelle Archegonien. Antheridien konnte ich nicht entdecken, weder auf der Fläche, noch am Protonema. Ich habe diese Prothallien mehrere Monate hindurch beobachtet. Nach einem halben Jahr waren noch keine männlichen Sexualorgane zu finden. Die Archegonien erschienen im Vergleich zu den Antheridien erst sehr viel später, etwa sechs bis sieben Monate nach der Keimung.
4. Zum Schluß seien noch diejenigen Vorkeime erwähnt, die beiderlei Sexualorgane besaßen. Sie hatten ein langes Protonema, an dem auch Antheridien standen. Außerdem sah ich noch Antheridien auf der Fläche, selbst zwischen den Archegonien und am Rand. Die randständigen fielen dadurch auf, daß sie einen ein- bis zweizelligen Stiel hatten.

6. Entwicklung des Prothalliums von Phegopteris polypodioides Fée.

		Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Tafel V.	Fig. 35	2. 9.	6 Uhr abends	2
„	„ 36	3. 9.	5.20 „ „	3
„	„ 37	5. 9.	5.30 „ „	5
„	„ 38	7. 9.	4.30 „ nachm.	7
„	„ 39	9. 9.	6 „ „	9
„	„ 40	11. 9.	6 „ „	11
„	„ 41	13. 9.	9 „ abends	13
„	„ 42	17. 9.	4 „ nachm.	17
„	„ 43	22. 9.	3 „ „	22
„	„ 44	24. 9.	4 „ „	24
„	„ 45	26. 9.	12 „ mittags	26
„	„ 46	28. 9.	11.30 „ „	28
„	„ 47	30. 9.	10.30h-11.30h „	30
„	„ 48[1]	2. 10.	4.30h-5.45h nachm.	32

Das untersuchte Material war auf einer Exkursion in der Umgebung von Marburg gesammelt worden. Die Sporen

[1]) Photographie Nr. 7 zeigt eine Aufnahme von der Unterseite mit Archegonien, die am gleichen Tag angefertigt wurde.

dieser Art waren die größten aller untersuchten, ihre Länge betrug 71 μ und ihre Breite 41 μ. Die Außenhaut der bilateral gebauten Sporen, die sehr dünn ist und das Öl der Sporenzelle durchscheinen läßt, ist mit unregelmäßigen Leisten besetzt, die sich teilweise spalten und außerdem hin und wieder kleine Warzen tragen. Verhältnismäßig früh tritt die Keimung ein, am sechsten Tage nach der Aussaat. Bei der Entwicklung des Fadenstadiums kann man zwei Typen unterscheiden: Diejenigen Vorkeime, die nur ein kurzes Protonema entwickeln (Figuren 35 bis 48, Tafel V) und solche, bei denen das Protonema erst eine Reihe von Gliederzellen bildet, ehe die Scheitelzelle zur Ausbildung gelangt. (Figur 49, Tafel V). Im Falle der Figur 49, Tafel V, ist die Scheitelzelle aus der siebenten Zelle hervorgegangen. Die Querwände des Protonemas sind in der Reihenfolge ihres Auftretens numeriert. Man sieht, daß zwischen Wand 2 und 3 (Figur 49) nachträglich noch eine Querwand eingeschaltet wurde. Das habe ich bei dieser Art zum ersten Mal beobachtet. Hier kam es allerdings häufiger vor und zwar immer bei solchen Protonemata, deren Zellen außergewöhnlich groß waren, wie es bei Phegopteris polypodioides der Fall ist. Die in Figur 49, Tafel V wiedergegebene Abbildung stellt nicht das Maximum der Aufteilung eines Fadens dar, bevor die Scheitelzelle angelegt wird. Ich habe in allen Kulturen oft Vorkeime gefunden, deren Faden bereits in eine kleine Fläche übergegangen war ohne Tätigkeit einer Scheitelzelle. Diese Protonemata erinnerten sehr an die ameristischen Formen, die bei Pteris vorkamen, nur müßte man sich in der Figur 8, Tafel II, die Antheridien fortdenken.

Blieb das Protonema kürzer, so war die zweite oder dritte Gliederzelle die Endzelle und lieferte die Scheitelzelle. Dies war der Fall bei dem Entwicklungsgang Figur 35 bis 48 auf Tafel V. In der Endzelle des Fadens (Figur 37, Tafel V) tritt eine schräg liegende Wand auf (Figur 38, Tafel V), die diese in zwei ungleich große Zellen aufteilt. Hier wurde nun, wie die weitere Entwicklung zeigte, genau wie in früheren Fällen diejenige Zelle zur Scheitelzelle, die den stumpfen Winkel inne hatte, in diesem Fall die links gelegene (Figur 38, Tafel V). Die vorletzte Gliederzelle erfuhr keine weiteren Teilungen mehr (Figuren 39 bis 48, Tafel V). In anderen Fällen trat in ihr bald nach der Ausbildung der Scheitelzelle eine Längswand auf. Eine nachträgliche Aufteilung der Basalzelle habe ich nur in seltenen Fällen beobachten können. Daß es aber hin und wieder vorkommen kann, ersieht man

aus Figur 43, Tafel V. Die Tätigkeit der Scheitelzelle wies keine Abnormitäten auf, es wurden abwechselnd nach beiden Seiten im ganzen acht Segmente gebildet. Die Zahl der gebildeten Segmente schwankte zwischen sechs und zwölf.

Die Aufteilung der Scheitelzelle ging zunächst ganz normal vor sich. Im Stadium der Figur 44 wurde sie durch eine Perikline zerlegt: in Rand- und Flächenzelle. Die Flächenzelle erfuhr dann eine nochmalige letzte Teilung (Figuren 47 bis 48, Tafel V), ebenso die Randzelle. In dieser trat eine ganz abnorme Wand auf (. . . . Wand in Figur 48). Weitere Teilungen fanden nicht statt. Die teilungsfähigen Randzellen wurden geliefert von den Segmenten VII und VIII (Figuren 46 bis 48). Ich hatte Gelegenheit, den Aufteilungsmodus der letzten Scheitelzelle an anderen Exemplaren zu beobachten. Es zeigte sich, daß er nach den gleichen Gesetzmäßigkeiten verlief, wie bei den früheren Arten.

An ca. drei Wochen alten Vorkeimen beobachtete ich das Auftreten der ersten Haare (Figur 44, Tafel V). Sie saßen vor allem am Rand, meist reichlicher als in Figur 48, Tafel V. Auf den Flächen habe ich nie Haare entdecken können.

In meinen Kulturen fand ich:

1. Prothallien, die fünfundzwanzig bis dreißig Tage nach der Keimung auf der Unterseite die ersten Archegonien bekamen. Diese Prothallien waren gut entwickelt und mit einer Scheitelkante versehen. Einige Wochen nach dem Erscheinen der ersten Archegonien zeigten sich auch Antheridien. Sie standen im basalen Teil des Prothalliums vor allem am Rand und auf der Fläche.
2. Prothallien, die beiderlei Sexualorgane trugen und auch mit einer wohl ausgebildeten Scheitelbucht verversehen waren. Diese wuchs im Winter zu einem schmalen zungenförmigen Gebilde aus, dessen vordere Kante im Frühjahr mit einem Meristem versehen wurde. An diesen Auswüchsen sah ich Archegonien auf Ober- und Unterseite.
3. In allen Kulturen standen Vorkeime, die nur weibliche Sexualorgane trugen. Ich habe wenigstens trotz langen Beobachtens nie Antheridien auffinden können. Diese Prothallien hatten, wie sich später zeigte, die Fähigkeit, vermutlich apogame Embryonen zu erzeugen. Das wird auch von E. D. Wuist mitgeteilt. An fünf Tage alten Prothallien sah ich auf der Unterseite eine aus der Mittelrippe hervorkommende kleine Anschwellung, die in den folgenden Wochen größer und größer wurde bis

sich aus ihr ein Blättchen herausdifferenzierte. Dies Blatt hatte die für den Gametophyten charakteristischen Haare, die den Rand säumten, außerdem saßen sie auch am Blattstiel. In keinem der beobachteten Fälle sah ich einen Saugfuß. Auch Wuist sagt in ihrer Arbeit: „No foot was formed!" An einem Prothallium beobachtete ich mehrere solcher Höcker, aber nur einer lieferte einen Embryo. Die anderen wuchsen aus zu einem 1 bis 1,5 cm langen Gebilde, das vorne zugespitzt war und später einging. Entstanden in den bisher beschriebenen Fällen die Embryonen immer auf der Unterseite, so habe ich auch hin und wieder beobachten können, daß sie sich aus der dem Licht zugewandten Fläche heraus entwickelten. Das hat auch Wuist festgestellt.

4. Neben diesen vermutlich apogamen Keimpflänzchen sah ich auch auf Prothallien, die beiderlei Sexualorgane trugen, Embryonen, die auf sexuellem Wege entstanden waren. Man erkannte deutlich den Saugfuß und die abgestorbenen Prothalliumzellen, die der Embryo beim Durchbrechen der Fläche zerstört hatte.

Da E. D. Wuist in ihrer Arbeit Angaben macht über ihre Kulturmethode und meine Beobachtungen sich ganz mit denen der englischen Autorin decken, möchte ich noch folgendes hinzufügen: Alle Prothallien, an denen ich die Ausbildung von vermutlich apogamen Keimpflänzchen beobachtete, wuchsen auf Agar-Agar-Platten, die mit der im einleitenden Teil der Döppschen Arbeit aufgeführten Nährlösung von A. Meyer bereitet waren. Die Schalen hatten ihren Platz an einem Nordfenster bei einer mittleren Temperatur von achtzehn Grad.

7. Entwicklung des Prothalliums von Notholaena marantae R. Brown.

Die tetraedrischen Sporen von Notholaena marantae, die gelb gefärbt sind, zeigen ein sehr charakteristisches Aussehen. Die Außenhaut ist mit gezackten Leisten versehen, die sich zu Vielecken zusammenschließen. Ihre Größe betrug im Mittel 55 µ.

Da die Untersuchung dieses Farnes sehr spät in den Herbst fiel, wollten die Kulturen nicht mehr recht gedeihen. Von acht Schalen kam nur eine einzige einigermaßen gut vorwärts. In ihr gelang es, einen Vorkeim von der Keimung

bis zur Aufteilung der Scheitelzelle zu verfolgen (Figuren 1 bis 12 auf Tafel VI).

Wohl keine andere Art erinnerte in der äußeren Form so sehr an Polypodium vulgare, wie Notholaena marantae. Das Fadenstadium war verhältnismäßig kurz (Figur 1 bis 5, Tafel VI). Noch ehe die Scheitelzelle zur Ausbildung kommt, wird die vorletzte Gliederzelle bereits in vier Zellen zerlegt (Figur 4, Tafel VI). Das kam gerade bei dieser Art besonders häufig vor.

Der Übergang zum flächenförmigen Stadium erfolgte in gleicher Weise wie bei Polypodium vulgare (Figur 5 und ff., Tafel VI). Nachdem die Scheitelzelle sieben Segmente gebildet hatte, teilte sie sich auf und ging in eine Scheitelkante über (Figur 10, Tafel VI).

Der bei Polypodium vulgare so häufig beobachtete Fall, daß die primäre Scheitelzelle sehr früh abgedrängt wird und in Dauergewebe übergeht, kam auch bei Notholaena häufiger vor. Ich hatte Gelegenheit, eine Beobachtung zu machen, die deutlich zeigte, daß das neue Meristem, von dem aus nun die Flächenbildung erfolgt, dadurch zustande kommen kann, daß sich an irgend einer Stelle, meistens in einem der zuletzt gebildeten Segmente, eine neue zweischneidige Scheitelzelle herausdifferenziert. Dieser Fall ist dargestellt in Figuren 24 bis 29, Tafel VI. Nach reicher Aufteilung der Gliederzellen (Figur 24, Tafel VI) und auch der Basalzelle, worauf bei dieser Gelegenheit hingewiesen werden soll, ist die Endzelle durch Wand 1—1 zerlegt worden. Die linke der beiden neu entstandenen Zellen wird zur Scheitelzelle, wie das Studium der Entwicklungsgeschichte gezeigt hat. (Figur 24 und ff. auf Tafel VI). Diese bildet in normaler Weise zunächst drei Segmente, zwei links und eines rechts. Auf die letzte Segmentwand Nr. 4 (Figur 26, Tafel VI) sollte sich nun eine Wand fünf aufsetzen. Stattdessen segmentiert sich die Scheitelzelle hier parallel (— — Wand in Figur 27, Tafel VI), dadurch entsteht Segment IV (Figur 27, Tafel VI), das wiederum links von der Scheitelzelle „S" liegt. Nun sieht man, daß in der Scheitelzelle abermals eine Wand parallel zur gestrichelten, zuletzt gebildeten ausgespannt wird (Siehe Figur 28). Damit hört die Funktion der ersten Scheitelzelle auf. Dafür erscheint in Segment IV (Figur 27, Tafel VI) nach Verlauf von zwei Tagen eine Bogenwand (Wand 5—5 in Figur 28), die eine neue Scheitelzelle (Figur 28, Tafel VI) herausschneidet (Vergleiche auch Figur 29, Tafel VI).

Die Kulturen wiesen folgende Typen von Prothallien auf:

1. Normal entwickelte, die nach sechs Wochen auf der Unterseite Archegonien ausbildeten, während mehrere Wochen später am basalen Teil auf der Oberfläche Antheridien erschienen. Hin und wieder sah ich Antheridien, besonders im mittleren Teil des Tallus, die in die Fläche eingesenkt waren. Um jedes Antheridium herum lagen die Zellen im Kreis angeordnet.
2. Kümmerprothallien, die ganz dicht besetzt waren mit Antheridien auf Ober- und Unterseite. Am Rand waren sie spärlicher.
3. Häufiger sah ich Vorkeime, die ein außergewöhnlich langes Protonema hatten. Ohne Tätigkeit einer Scheitelzelle verbreiterte sich der Faden allmählich und später wuchs jede Randzelle wiederum zu einem einreihigen Band aus, dessen Ende ein Antheridium trug. Archegonien waren hieran nicht zu entdecken.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Clausen, sage ich ehrerbietigen Dank für die unermüdliche Teilnahme, die er allzeit meiner Weiterbildung entgegengebracht hat.

Herrn Dr. Potthoff darf ich für freundliche Unterstützung bei Herstellung der Mikrophotographien danken.

Lebenslauf.

Ich, Erich Gerhardt, wurde am 5. November 1898 als Sohn des Architekten Hermann Gerhardt und seiner Ehefrau Auguste, geb. Imhoff, in Kassel geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin protestantischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1909 bis Sommer 1916 besuchte ich die Oberrealschule I meiner Vaterstadt. Bis Dezember 1918 leistete ich Kriegsdienst als Wachoffizier bei der Minensuch-Flottille-Flandern. Februar 1919 wurde mir das Reifezeugnis der Oberrealschule I zu Kassel durch Ministerialerlaß zuerkannt. Ostern 1919 schlug ich die Apotheker-Laufbahn ein. Nach Beendigung der drei praktischen Jahre studierte ich von Ostern 1922 bis Ostern 1924 Pharmazie an der Universität Marburg.

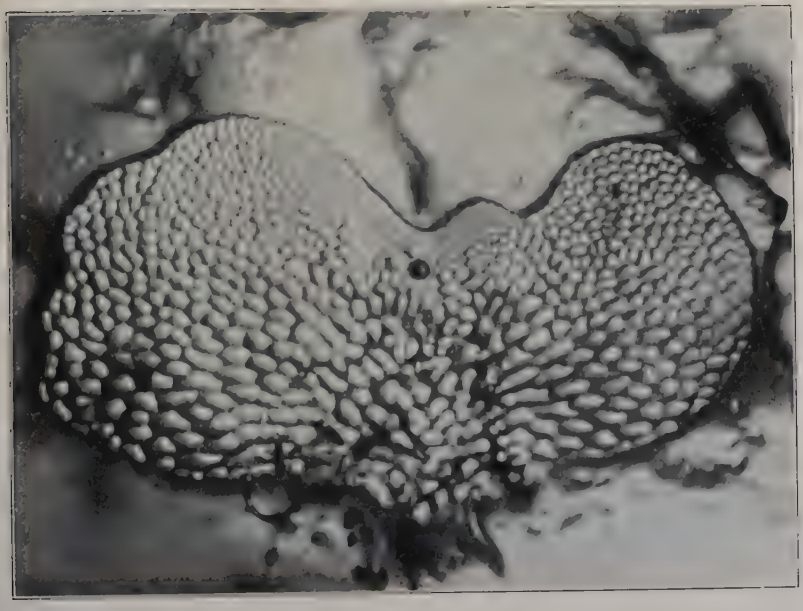
Nach bestandener Staatsprüfung, am 26. April 1924, setzte ich vom Sommersemester 1924 bis zum Sommersemester 1926 einschließlich meine Studien an der Universität Marburg fort und fertigte in dieser Zeit, vom 5. bis einschließlich 9. Semester, vorliegende Dissertation im Botanischen Institut der Universität Marburg an.

Das Rigorosum bestand ich am 28. Juli 1926.

Abbildungen.

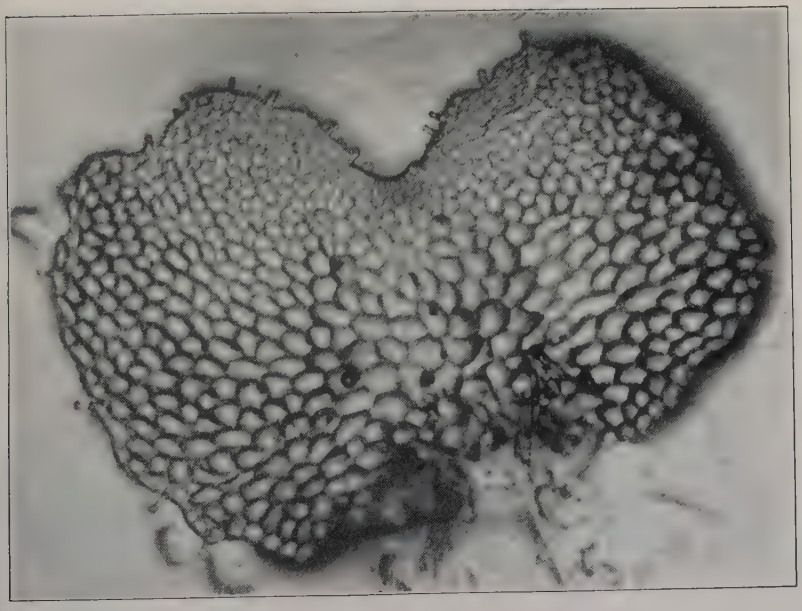
Phot. 1

Phot. 2



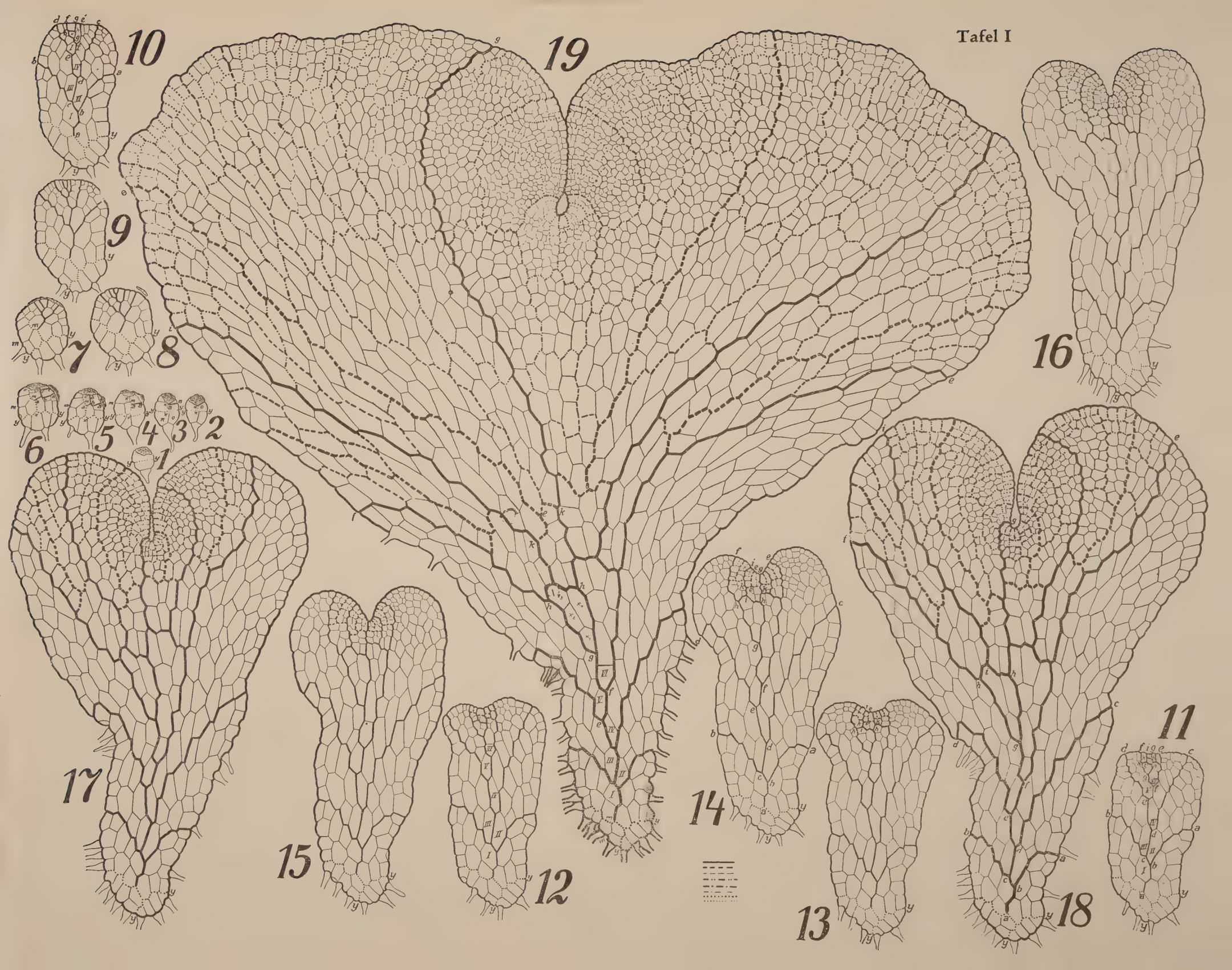
Phot. 3

Phot. 4

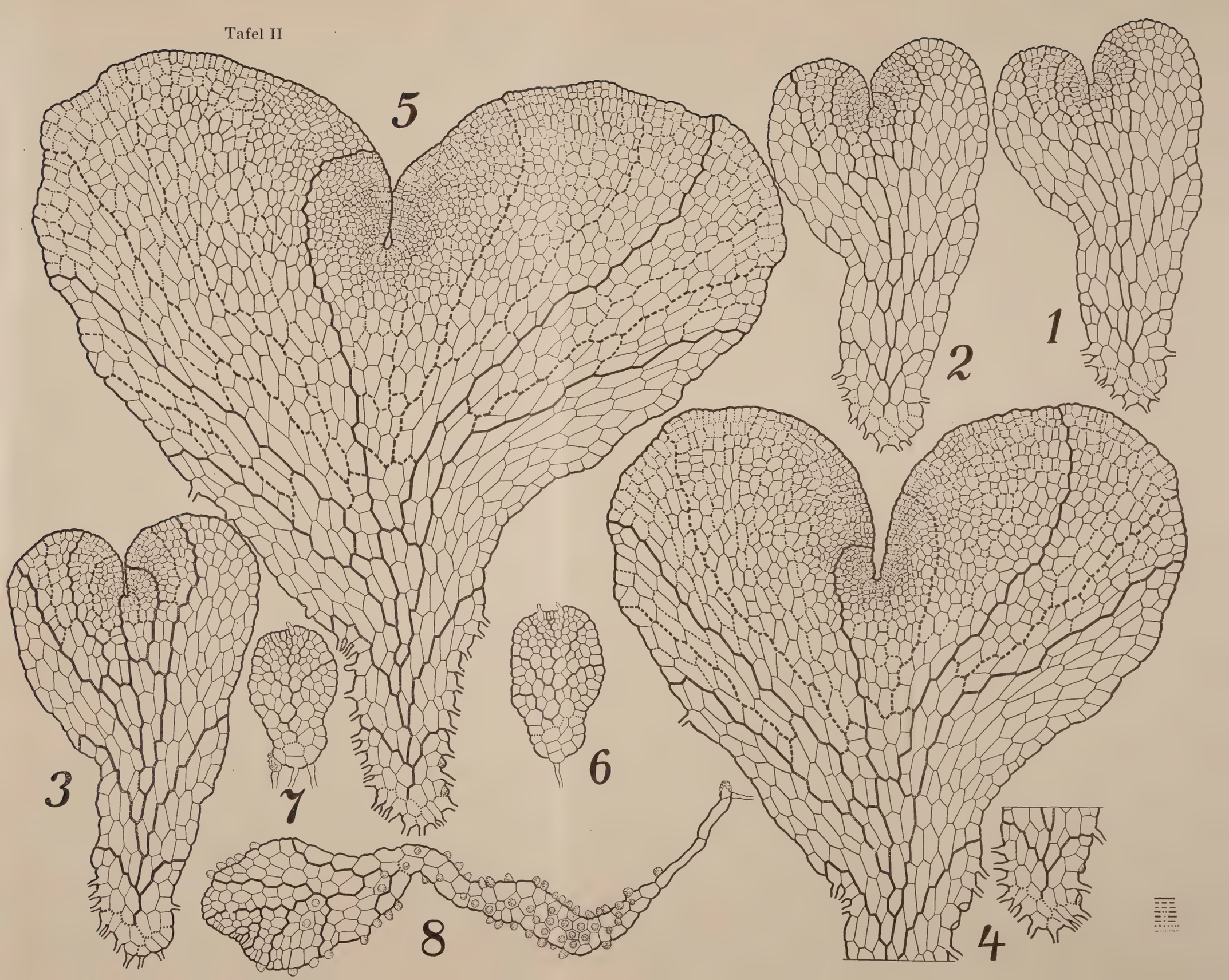


Phot. 6

Phot. 7


10
19
9
16
7
8
6
5
4
3
2
1
17
15
12
14
13
18
11

Tafel II



Tafel III

19
17
19a
36
37
38
39
32
33
35
34
9
10
7
12
16a
15a
17a
18a
16
18
13a
12a
11a
14a
10a
8a
15
8
14
13
27
26
31
6
28
29
30
20
11
1
2
3
4
5
25
24
23
22
21

Tafel IV
40
10
9
7
8
6
5
4
3
2
1
11
23
22
39
24
21
20
19
12
18
17
16
38
25
15
13
37
26
36
14
12a
35
34
14a
27
30
31
32
33
28
29
13a

Tafel V

48
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
47
31
32
33
34
45
14
13
12
11
10
49
46
43
44
16
15
42
41
40
39
38
37
36
35
1
2
3
4
5
6
7
8
9

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
VIII
VII
VI
V
IV
83
84
85
20
19
18
17
16
15
14
21
30
29
28
27
26
25
23
22
43
42
41
40
39
38
37
36
35
34
33
32
31
24
44
46
48
49
45
47
50
51
52
53
54
55
56
57
76
60
61
62
63
64
65
66
59
58
81
67
68
69
70
71
72
73
74
75
80
79
78
77
82